Grundriss

der

Entwickelungsgeschichte

der

Haussäugethiere.

Von

R. Bonnet.

Verlag von PAUL PAREY in Berlin





Grundriss

der

Entwickelungsgeschichte

der

Haussäugethiere.

Von

Dr. med. **Robert Bonnet**,

o. ö. Professor der Anatomie und Vorstand der anatomischen Anstalt in Giessen.



Mit 201 Abbildungen.

BERLIN.

VERLAG VON PAUL PAREY.

SW., 10 Hedemannstrasse.

1891.

Vorwort.

Der nachstehende Versuch, die wichtigsten Thatsachen aus der Embryologie der Haussäugethiere übersichtlich zusammenzustellen, wurde veranlasst durch die Einlösung des vor Jahren gegebenen Versprechens für das im gleichen Verlage befindliche »Handbuch der vergleichenden Histologie und Physiologie der Haussäugethiere« von W. Ellenberger, die Bearbeitung des Abschnittes »Entwicklung« übernehmen zu wollen.

Unter Voraussetzung der nöthigen Kenntnisse vom Bau der Haussäugethiere wollte ich bei möglichst knapper und verständlicher Form der Darstellung den Schwerpunkt weniger auf die Berücksichtigung allgemeiner und zur Zeit besonders brennender stammesgeschichtlicher wichtiger Tagesfragen, wie zum Beispiel der Gastrulationstheorie u. A., welche ja fast in allen neueren Lehr- und Handbüchern der Embryologie abgehandelt werden, legen, als vielmehr in grossen Zügen auf Grund eigener Untersuchungen eine möglichst erschöpfende Schilderung der Entwicklung der Haussäugethiere mit voller Berücksichtigung auch der bislang nur bruchstückweise und unzureichend bearbeiteten Gruppe der Hufthiere geben.

Die mit solchen Untersuchungen schwer zu beschaffender, werthvoller und vielfach nur uniparer Versuchsthiere verbundenen Geldopfer, die beträchtlichen technischen Schwierigkeiten und endlich der Umstand, dass ich durch meine Uebersiedelung nach Würzburg auf die geplante Ausnützung eines während meines zehnjährigen Wirkungskreises in München gesammelten Materiales verzichten musste, bedingten es, dass meine Leistungen hinter den in Aussicht genommenen Zielen nicht unwesentlich zurückblieben. Dazu kam noch, dass ich zur Abfassung des Manuscriptes nur eine verhältnissmässig kurze und durch meine Berufsgeschäfte beschränkte Zeit hatte.

So ergab sich auch die Nothwendigkeit, meine Originalzeichnungen nach eigenen Präparaten durch eine Anzahl von Abbildungen anderer Autoren zu ergänzen.

Ich sage vor allem Herrn Geheimrath v. Kölliker und Herrn Professor O. Hertwig für die Erlaubniss, einige ihrer Clichés benutzen zu dürfen, meinen besten Dank. Diesen sowie sämmtlichen aus anderen

Werken entnommenen Abbildungen habe ich die Namen der Autoren beigesetzt.

Viele allgemeine Gesichtspunkte hätte ich nur auf Kosten der Brauchbarkeit des Buches vernachlässigen können. Ich habe deshalb eine Reihe vergleichend anatomischer Angaben in aller Kürze da angeführt, wo es mir zum richtigen Verständniss der Tragweite der berührten Fragen unumgänglich nöthig erschien. Ebenso habe ich am passenden Orte kurze Hinweise auf die gerade bei den Haussäugethieren so häufigen und mannichfaltigen Missbildungen für nicht unerwünscht erachtet. Von der vielfach beliebten aber wenig nützlichen Art der Litteraturangaben in Form von beigesetzten Autornamen habe ich abgesehen, doch wird der Kundige die gesammte neuere einschlägige Litteratur berücksichtigt finden.

Das Buch auch gesondert erscheinen zu lassen, veranlasste mich der mehrfach geäusserte Wunsch von Fachgenossen, welche das bisherige Fehlen eines die Embryologie der Haussäugethiere in zusammenfassender Weise behandelnden Werkes betonten und demselben ein allgemeines Interesse in Aussicht stellen zu müssen glaubten.

Thatsächlich muss ja auch jede embryologische Bearbeitung bislang noch gar nicht oder nur ungenügend untersuchter Typen unsere entwicklungsgeschichtlichen Auffassungen — auch die den Menschen betreffenden nicht ausgenommen — entweder durch neue Bestätigung vermutheter Homologieen oder die Erkenntniss neuer unvermutheter Abweichungen immer wieder befestigen und erweitern oder verbessern.

Dem Herrn Verleger für gediegene und zweckentsprechende Ausstattung meinen besten Dank.

Giessen, Frühling 1891.

R. Bonnet.

Inhalt.

III. Hauptstück: Die Eihüllen.



Einleitung.

Anorganische Individuen (z. B. Crystalle) entstehen durch Ansammlung gleichartiger Molecüle nach bestimmten Gesetzen um einen gemeinsamen Mittelpunct. Sobald ein Crystall in mathematisch bestimmbarer Form vorhanden ist, bleibt diese dieselbe, wenn auch das Individuum noch so sehr an Grösse zunimmt. Jedes Wachsthum der Anorgane beruht somit blos auf Apposition neuer Molecüle von aussen her.

Organische Individuen dagegen entwickeln sich. Ihr Wachsthum geschieht durch Intususception und führt nicht nur zu einer Grössenzunahme, sondern auch zu einer Veränderung der Form.

Die Lehre von den Formveränderungen, welche ein Organismus von seiner Entstehung im Ei bis zur vollendeten Ausbildung durchläuft und zugleich von den diese Formveränderungen bestimmenden Gesetzen heisst Ontogenie oder Entwicklungsgeschichte des Individuums. Soweit sie nur die Entwicklung innerhalb der Eihäute berücksichtigt, wird sie als Embryologie[1]) bezeichnet.

Der Entwicklung des Individuums steht die Entwicklung der Thierstämme (Phylen), die Phylogenie gegenüber. Ontogenie und Phylogenie sind nebst ihren Hilfswissenschaften der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie Disciplinen der Entwicklungslehre, die den genealogischen Zusammenhang der Lebewesen auf der Grundlage der Descendenzlehre und ihre allmähliche Umbildung Hand in Hand mit fortschreitender Vervollkommnung erörtert.

Alle in der Ontogenie auffallenden Entwicklungserscheinungen spielen sich in letzter Instanz als Wachsthums- und Vermehrungsvorgänge an den Zellen ab, die durch wiederholte Theilung der befruchteten Eizelle geliefert, nachträglich den Embryo und seine Anhänge aufbauen.

---

1) *εμβρυον* = ein von den Eihäuten noch umschlossenes Thier; Fötus = ein aus den Eihäuten herausgenommenes oder neugeborenes Thier.

An dem, durch die Eifurchung entstandenen, anscheinend aus gleichartigen Elementen bestehenden Zellenklumpen kommt es sehr bald gemäss dem Princip der physiologischen Arbeitstheilung zu histologischen Differenzirungen, die zur Bildung der Keimschichten und Gewebe und in Folge von ungleichem Wachsthum, Faltenbildungen, Lageveränderungen, Continuitätstrennungen und Verwachsungen zur Anlage der Organsysteme und der embryonalen Leibesform führen.

Je jünger der Embryo, in um so rascherem Tempo folgen diese Vorgänge aufeinander. Bei den grösseren Hausthieren drängen sich die wichtigsten Umgestaltungen etwa auf die ersten drei bis vier Wochen des embryonalen Lebens zusammen. Die in dieser kurzen Zeit nahezu vollständig vollendete Anlage der Leibesform und der meisten Organsysteme wird durch die beträchtlich längere Zeit in Anspruch nehmenden Wachsthumsvorgänge bis zur Geburt in die definitive Form übergeführt.

Die während der Entwicklung eines Säugethieres auffallenden, zum Theil höchst eigenthümlichen, einander ablösenden Embryonalformen kehren im Princip bei den Embryonen aller Wirbelthiere wieder und liefern den Beweis, dass ihre Aufeinanderfolge durch bestimmte allgemein gültige Gesetze bedingt wird.

Es hat sich gezeigt, dass gewisse von höheren Thieren während ihrer Entwicklung durchlaufene Stadien Zuständen entsprechen, mit welchen die Entwicklung niederer Thiere vielfach abschliesst. Je jünger ein Entwicklungsstadium eines höheren Organismus, um so einfacher ist seine Organisation, einem um so tiefer in seiner Organisation stehenden fertigen Organismus entspricht dieselbe vielfach. Je älter dagegen der Embryo, um so complicirter ist sein Bau, um so ähnlicher wird er den fertigen Formen höher stehender Thiere. Die im Verlaufe der Ontogenie auftretende Reihe von Entwicklungsformen weist in überzeugendster Weise die Verwandtschaft der einzelnen Thierspecies untereinander nach.

Das Auftreten der in der Ontogenie aufeinanderfolgenden Entwicklungstypen ist bedingt durch Vererbung und Anpassung. Die Vererbung zwingt den vollkommeneren und neueren Organismus eine Reihe von Formen zu wiederholen, welche seine Vorfahren, also ganze Generationen oder Thierstämme, in ihrer Stammesentwicklung durchlaufen haben. Die Ontogenie ist eine abgekürzte und theilweise unvollständige Wiederholung der Phylogenie.

Die Ontogenie jedes Wirbelthieres setzt mit der Befruchtung des Eies ein, das dann durch fortgesetzte Theilung einen Klumpen scheinbar gleichartiger Zellen liefert. Mit der Umbildung dieses Zellenklumpens zur Keimblase ist der Keim zu einem höheren aber noch ungegliederten Organismus geworden, der sich sehr rasch in die Embryonalanlage und ihre Anhänge sondert und mit dem Auftreten der Chorda dorsalis und der metameren Segmentirung Wirbelthiercharacter annimmt. Die Chorda dorsalis, die primitive Hirngliederung, die zeitweilig bestehende Cloake, die am Kopfe entstehenden Kiemenbogen und Kiemen-

spalten u. A. m. deuten auf Verhältnisse, die bei niederen Wirbelthieren definitive sind und sich zeitlebens erhalten, bilden aber für die höheren Wirbelthiere nur Durchgangsstadien die — theilweise auf dem Wege des Functionswechsels, wie z. B. die Kiemenbogen und -Spalten — neuen complicirteren Leistungen entgegengeführt oder ganz oder theilweise rückgebildet werden (rudimentäre Organe). Aehnliche Aenderungen in der Function der Eihäute und das Auftreten von neuen Anhangsorganen (Amnion, Allantois) neben älteren functionslos gewordenen (Dottersack) bedingen ebenso wie die typische Ausbildung der Extremitäten, eines Haarkleides, der Milchdrüsen und anderer Organsysteme schliesslich den characteristischen Säugethiertypus.

Niemals aber wiederholt der Embryo höherer Thiere die ganze lückenlose von seinen Vorfahren durchlaufene Formenreihe in allen Einzelheiten, sondern nur theilweise und in ihren wichtigsten Grundzügen. Dabei ist die Dauer des Bestehens der einzelnen Formen eine sehr wechselnde.

Die frühest erworbenen und älteren Stadien werden vielfach nur andeutungsweise und flüchtig recapitulirt oder fallen ganz aus, während spätere, neuere, dem fertigen Zustande ähnlichere, längere Zeit oder dauernd bestehen bleiben.

Mit der Geburt ist die individuelle Entwicklung keineswegs vollständig abgeschlossen. Zwar treten gegen Ende des Embryonallebens die gestaltenden Vorgänge zurück gegen das Wachsthum des Angelegten, doch vollziehen sich sofort nach der Geburt noch wichtige Umgestaltungen am Kreislaufs- und Respirationsapparate bedingt durch die Luftathmung und spielen sich in allen Organsystemen ohne Ausnahme Veränderungen ab, die mit steten Schwankungen in den Proportionen des Körpers bis ins Alter hinein gepaart, den Organismen das unverkennbare Gepräge der Altersdifferenzen aufdrücken und die thierische Form in steter Veränderung zeigen.

Bis zur Geburt kommt im bunten Wechsel der embryonalen Formen vorwiegend Ererbtes zum Ausdruck, nach derselben bedingen die in der Aussenwelt wirksamen Einflüsse neue Veränderungen am Organismus, der sich ihnen anzupassen sucht. Die durch Anpassung am Organismus entstandenen Aenderungen vererbt dieser wieder auf seine Nachkommen.

So fügt jedes Individuum der von seinen Vorfahren überkommenen theilweise nutzlos gewordenen und allmählich der Ausmerzung unterliegenden Erbschaft (rudimentäre Organe) neue, während seiner Existenz erworbene Eigenschaften zu und überträgt beide auf seine Nachkommen. Vererbung und Anpassung bilden somit neben anderen zur Zeit noch weniger bekannten Factoren das formbildende Princip des im steten Flusse befindlichen thierischen Körpers.

I. Hauptstück: Entwicklung der Leibesform.

A. Befruchtung und Furchung.

I. Kapitel: Von den Keimzellen.

Bei allen Wirbelthieren ist die Entwicklung eines neuen Individuums bedingt durch die Vereinigung der männlichen und weiblichen Keimzellen, der Samen- und Eizelle.

1. Die weibliche Keimzelle, das Ei.

Die Eier der Wirbelthiere gehören zur Gruppe der einfachen, aus einer einzigen Zelle sich entwickelnden Eier.

Die Eier sind die grössten meist kugeligen thierischen Zellen.

Der Zellkörper wird als Eileib oder Dotter, der Kern als Keimbläschen, die ein- oder mehrfach vorhandenen Kernkörperchen werden als Keimflecken bezeichnet.

Der ursprünglich homogene, bei stärkeren Vergrösserungen nur feingranulirt erscheinende, rein protoplasmatische und farblose Eileib kann in Gestalt von Fetttröpfchen (siehe Fig. 6) oder Eiweisskörnern, Dotterplättchen etc. ein Reservematerial als Nahrung für die bei der weiteren Entwicklung gebildeten Zellen in sich aufspeichern und durch gleichzeitige Ablagerung von Pigmenten gewisse Färbungen erhalten (Eier vieler Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel).

In bedeutender Menge im Eileib angehäuft, können diese Reservestoffe zu einer mehr oder weniger auffälligen Verlagerung des Eiprotoplasmas und des in demselben enthaltenen Keimbläschens führen. Unter allen Verhältnissen aber sind das Protoplasma und das Keimbläschen als die bei der Entwicklung activen Substanzen, deshalb auch Bildungsdotter genannt, scharf von dem in den Eileib aufgenommenen und sich nur passiv verhaltenden Nährmaterial oder dem Nahrungsdotter (Deutoplasma) zu unterscheiden.

Das Keimbläschen, das grösste thierische Kerngebilde, liegt ursprüglich in der Mitte des Eileibs und setzt sich wie jeder Zellkern aus einer Kernmembran und dem in derselben ausgespannten, mehr oder weniger dichten nucleinhaltigen und leicht färbbaren chromatischen Kerngerüste zusammen, dessen Maschen die ungeformte etwa zähflüssig zu denkende und in den meisten Tinctionsmitteln nicht färbbare oder achromatische Substanz oder der Kernsaft erfüllt.

Die an Zahl und Grösse wechselnden, im chromatischen Kerngerüste hängenden Keimflecken sind von kugeliger Gestalt, homogenem Aussehen und enthalten ebenfalls Nuclein.

Die ursprünglich nackten Eier erhalten noch im Eierstocke sogenannte primäre Hüllen, welche entweder vom Ei selbst ausgeschieden werden (Dotterhaut) oder von den dem Eie aufsitzenden Follikelepithelien dem Ei als Eikapsel (Oolemma, Zona pellucida) aufgelagert werden.

Secundäre Eihüllen schliessen dagegen das bereits mit primären Hüllen versehene Ei nach seiner Lösung aus dem Eierstocke als Ausscheidungen der die Eileiter oder den Uterus auskleidenden Schleimhautsysteme oder als zellige Wucherungen der letzteren ein.

Die Eier der verschiedenen Wirbelthiere zeigen nach Grösse, Bau und Farbe mannigfache aber nicht principielle Unterschiede. Die ausserordentlich schwankende Grösse der verschiedenen Wirbelthiereier ist bedingt durch die wechselnde Menge des im Eileib angesammelten Nahrungsdotters. Man denke nur an die Extreme: an das mit blossem Auge eben noch als kleines Kügelchen sichtbare Eierstocksei der Säuger und an das gewaltige Ei eines Vogels, etwa des Strausses!

Nur der Dotter oder der vulgär als Eigelb bezeichnete Theil des Vogeleies entspricht, aus dem Bildungs- und dem sehr reichlichen Nahrungsdotter zusammengesetzt, dem Ei der Säugethiere. Eiweiss, Schalenhaut und Kalkschale sind secundäre, dem Eie erst im Eileiter respective Eihälter umgelagerte Hüllen.

Der Nahrungsdotter liegt entweder mehr oder weniger gleichmässig im Eiprotoplasma vertheilt, Eier mit diffusem Nahrungsdotter, oder es hat sich unter beträchtlicher Zunahme des Nahrungsdotters eine Ungleichmässigkeit in der Vertheilung des Bildungs- und Nahrungsdotters ausgebildet, wodurch die den Nahrungsdotter umhülsende protoplasmatische Rinde an einem Pole des Eies scheibenförmig verdickt das excentrisch verlagerte Keimbläschen enthält: Eier mit polständigem Nahrungsdotter. Der das Keimbläschen enthaltende, aus einer Anhäufung von Bildungsdotter bestehende Pol, wird als animaler oder Keimpol von dem ihm gegenüberliegenden vegetativen, Dotterpol oder Gegenpol, unterschieden. Zwischen beiden befindet sich in der Mitte der Eiäquator (s. Fig. 12).

Die Knochenfische, Amphibien, Reptilien und Vögel besitzen Eier mit polständigem Nahrungsdotter. Das ursprünglich mit bedeutendem polständigen Nahrungsdotter versehene Ei der eierlegenden Säuger (Schnabelthier, Ameisenigel) ist allmählich unter Reduction des Nahrungsdotters und stetiger Verkleinerung in den Typus der Eier mit spärlichem diffusen Nahrungsdotter übergeführt worden. Massgebend hierfür war deren Entwicklung im Uterus, dessen Schleimhaut die Nahrungszufuhr zum Ei übernahm.

Das Eierstocksei der Säuger

wurde im Gegensatze zu den längst bekannten grösseren Eiern der übrigen Wirbelthierklassen wegen seiner Kleinheit lange übersehen und erst im Jahre 1827 im Eierstock der Hündin entdeckt. Vor dieser Entdeckung hatte man fälschlich die Eisäckchen oder die Graaf'schen Follikel des Eierstocks für die Säugethiereier gehalten. Sie sollten dieser irrigen Meinung nach bei der Begattung ihren flüssigen Inhalt in den Eileiter und Uterus ergiessen und aus der Follikelflüssigkeit sollte sich dann in Folge der Befruchtung der Embryo bilden.

Das Eierstocksei der Säugethiere besteht aus durchsichtigem feinkörnigen Protoplasma mit einer je nach der Thierart und dem Alter des Eies wechselnden Menge eingelagerten Nahrungsdotters

in Gestalt von Fetttröpfchen und Eiweisskörnchen. Je fettreicher, um so dunkler erscheint das Ei wegen seiner Undurchsichtigkeit im durchfallenden, um so weisser im auffallenden Lichte.

Sehr fettreich sind die Eier der Katze, des Hundes und des Schweines. Auch bei den Wiederkäuern enthalten sie mitunter sehr reichliches Fett. In grösseren Ovarialeiern des Schafes fand ich neben Fetttröpfchen oft an 100—150 eigenthümliche kugelige 2—6 μ grosse, zum Nahrungsdotter gehörige glänzende Eiweisskörper.

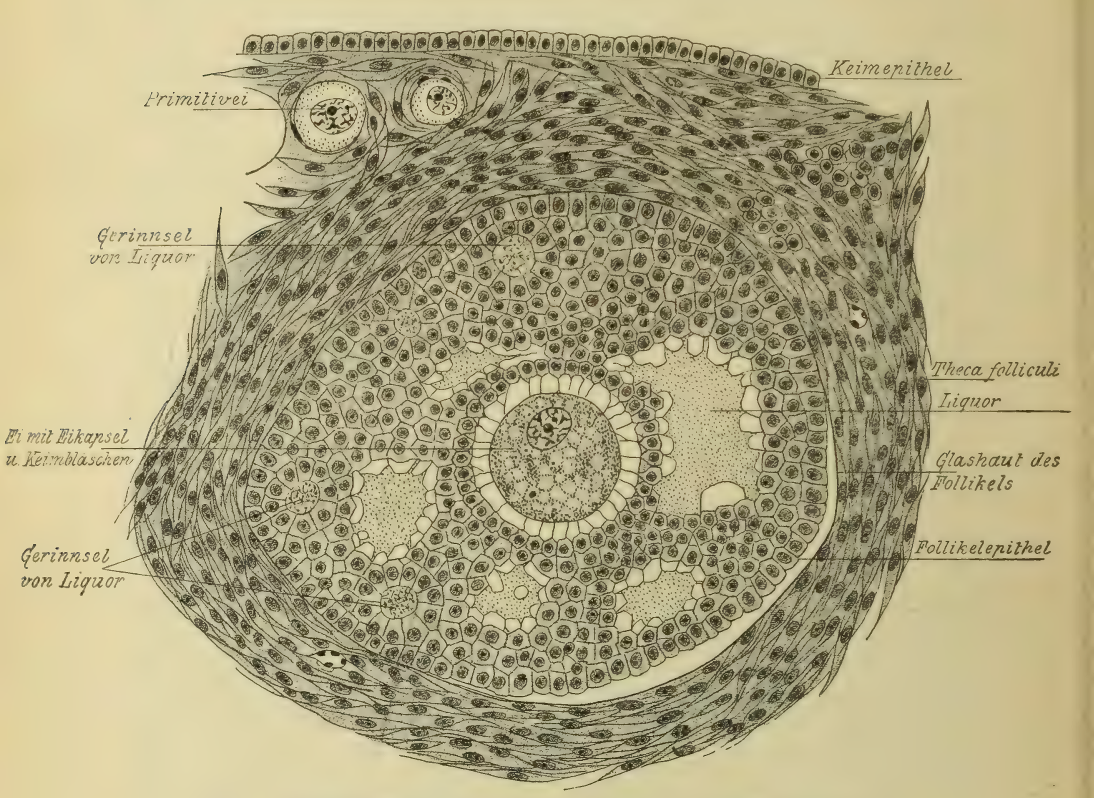


Fig. 1. Eifollikel eines erwachsenen Kaninchens. Vergrösserung $^{220}/_{1}$.

Das Keimbläschen enthält in einem deutlichen Kernnetze meist einen grösseren, mitunter mehrere kleinere Keimflecke. Die Säugereier besitzen im Ovarium niemals eine Dotterhaut. Die den Eileib umhüllende Eikapsel ist eine Ausscheidung der Follikelepithelien. Da die Kapsel im optischen Durchschnitt betrachtet den Eileib wie ein glänzender durchsichtiger Gürtel umgiebt, ist sie auch Zona pellucida genannt worden. Die Eikapsel erweist sich bei starker Vergrösserung als radiär gestreift. Diese Streifen sind der optische Ausdruck einer Menge die Eikapsel der Dicke nach durchsetzenden Canälchen, in denen feine bis zum Eileib reichende, mitunter verästelte Fortsätze der dem

Ei aufsitzenden Follikelepithelien stecken, welche dem Eileib Nahrung zuführen.

Vielfach findet man in Ovarialeiern der Säugethiere (Hund, Kaninchen) Zellen, eingewanderte Leucocyten, welche das abgestorbene Ei zerstören. Die Zahl solcher schon im Ovarium zu Grunde gehender Eier und Follikel ist eine sehr grosse; an ihrer Stelle bilden sich bindegewebige Narben oder wechselnd grosse kein Ei mehr enthaltende Cysten (Pferd). Ausserdem kann ich das Vorkommen freier, neben dem Keimbläschen im Eileib befindlicher Kerne verzeichnen, deren Bedeutung zur Zeit noch nicht mit Sicherheit erkannt ist.

2. Die männliche Keim- oder Samenzelle.

Der bei der Begattung ejaculirte Samen besteht einmal aus dem Secrete der accessorischen Drüsen des männlichen Generationsapparates und dann aus den in diesem Drüsensecrete suspendirten Samenzellen. Letztere allein sind die activen bei der Befruchtung wirksamen Samenbestandtheile. Die Secrete der Samenblasen, Prostata, Cowper'schen Drüsen dagegen sichern nur als Vehikel die Ueberführung der winzigen Samenzellen in die weiblichen Generationsorgane und erhöhen theilweise deren Bewegungsfähigkeit. Die im Gegensatze zu den grossen Eizellen stets mikroskopisch kleinen Samenzellen heissen wegen ihrer linearen Form auch Samenfäden. Sie werden von den Epithelzellen der Hodencanälchen durch wiederholte Theilung in sehr complicirter, noch keineswegs übereinstimmend geschilderter Weise durch Theilung gebildet.

Jede Samenzelle entspricht einer modificirten einwimperigen Geisselzelle, an welcher der Kopf, das Mittelstück, das Uebergangsstück und der Schwanz unterschieden wird.

Der Kopf besitzt bei den Haussäugethieren im Allgemeinen etwa die Form eines flachen birnförmigen oder lanzettförmigen, mit scharfem Rande oder scharfer Spitze versehenen Spatels.

Das Mittelstück ist oval, das Uebergangsstück cylindrisch, der fadenförmige Schwanz läuft in eine ausserordentlich feine Spitze aus. Ausserdem wird an ihnen noch ein Spiralfaden und eine Kopfkappe, Achsenfaden etc. beschrieben. Ueber die Bildung der Samenzellen seitens der Hodenepithelien steht fest, dass der Kopf aus dem chromatischen Kerngerüste hervorgeht. Neben dem Kern der samenbildenden Zelle liegt ein zum Theil aus chromatischer, zum Theil aus achromatischer Substanz bestehender »Nebenkern«. Das Mittelstück des Samenfadens wird durch Umwandlung des chromatischen, das Uebergangsstück dagegen aus dem achromatischen Theile dieses Nebenkernes gebildet. Auch die als Achsenfaden bekannte Bildung im Schwanze soll aus dem chromatischen Theile des Nebenkernes entstehen.

Durch die Schwingungen des Geisselschwanzes erhalten die Samenfäden eine Beweglichkeit, die ihnen in flüssigen Medien Ortsveränderungen mit nicht unbeträchtlicher Geschwindigkeit (1,2—3,6 *mm*) in der Minute gestattet und ihnen ermöglicht, den

durch die scheidenwärts gerichtete Flimmerbewegung der Eileiter und Uterusepithelien erzeugten Flüssigkeitsstrom zu überwinden. Die ziemlich beträchtliche Consistenz ihres Kopfes in Verbindung mit dessen Schärfe oder Spitze erleichtert denselben,

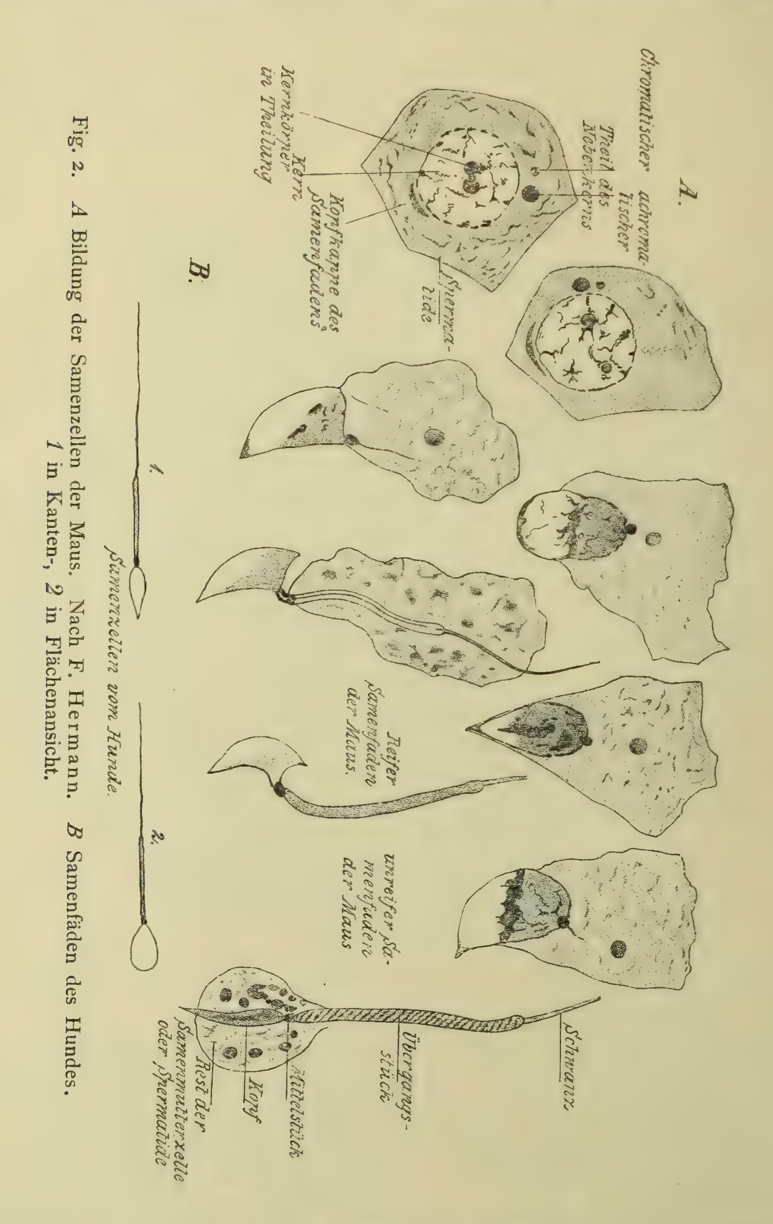


Fig. 2. *A* Bildung der Samenzellen der Maus. Nach F. Hermann. *B* Samenfäden des Hundes. *1* in Kanten-, *2* in Flächenansicht.

unterstützt durch die Bewegungen des Schwanzes die Durchbohrung der gallertigen Eikapsel, um zum Eileib zu gelangen.

Die auffallende Form und Grössendifferenz der männlichen und weiblichen Keimzellen wird durch die allmählich von beiden übernommene Arbeitstheilung verständlich.

Ursprünglich waren beide mehr oder weniger kugelige und behufs gegenseitiger Vereinigung mit amöboider Bewegung begabte Zellen. Durch Aufspeicherung der für die ersten Entwicklungsvorgänge nöthigen Reservenahrung, in Gestalt des Nahrungsdotters wurde dann allmählich die Eizelle stark vergrössert und zugleich in ihrer Beweglichkeit behindert. Die beweglicheren Samenzellen mussten ihr entgegenkommen, um sich mit ihr zu vereinigen. Die grosse Zahl der Samenzellen deckt den allenfallsigen Ausfall der zu früh und nutzlos auf dem Wege durch die weiblichen Generationsorgane zu Grunde gehenden und erhöht neben der erwiesenen Zählebigkeit der Samenzellen die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung. Im menschlichen Weibe hat man noch $7^1/_2$ Tage nach der letzten Begattung bewegliche Samenzellen gefunden und in den Generationsorganen der winterschlafenden Fledermäuse behalten sie ihre Befruchtungsfähigkeit Monate lang. Bei diesen Thieren findet die Begattung im Spätherbst, die Ovulation aber erst im Frühjahre statt. Das Sperma bleibt den ganzen Winter über in den weiblichen Generationsorganen befruchtungsfähig und erst mit der im Frühjahre eintretenden Lösung des Eies aus dem Ovarium vollzieht sich dann die Befruchtung.

Mit der Erhöhung der Zahl der Samenzellen war aber auch nothwendiger Weise eine Verkleinerung derselben verbunden. Schwache alcalische Lösungen begünstigen die Bewegungen der Samenzellen in hohem Grade. Dies erklärt deren gesteigerte Beweglichkeit in dem normaler Weise schwach alcalisch reagirenden Schleimhautsecreten der weiblichen Generationsorgane. Säuren dagegen tödten die Samenzellen selbst in sehr sehwachen Lösungen in kürzester Zeit. Chronische Katarrhe der Scheide, des Uterus und der Tuben sollen deshalb durch die saure Beschaffenheit ihrer Secrete nachtheilig auf die Samenzellen einwirken und sogar die Möglichkeit der Befruchtung gänzlich in Frage stellen können.

3. Eireife und Ovulation.

Verfolgt man das Ei von seiner ersten Anlage als Urei im Keimepithel auf der Eierstocksoberfläche an bis zu seiner Lösung aus dem Eisäckchen, so fallen verschiedene Veränderungen an demselben auf, nämlich einmal eine nach vorheriger wiederholter Theilung für die einzelnen Thierspecies typische Volumenzunahme durch Wachsthum des Bildungsdotters, mehr noch durch Aufspeicherung von Nahrungsdotter. Ferner wird das anfänglich nackte Ei von der an Dicke zunehmenden Eikapsel umscheidet. Beides aber macht die Eier noch nicht entwicklungsfähig, sie müssen zur Befruchtung erst reif werden.

Behufs der Eireife spielen sich an dem Bildungsdotter und namentlich an dem Keimbläschen ganz bestimmte Vorgänge ab, welche das Ei zur Befruchtung vorbereiten und es befruchtungsfähig machen. Dann erst ist das Ei reif.

Diese Vorgänge sind an den durch reichlichen Nahrungsdotter undurchsichtigen, schwer zu beschaffenden und lebend zu erhaltenden Eiern der Säugethiere viel schwieriger zu untersuchen als an den durchsichtigen, leicht in grösseren Mengen beschaffbaren Eiern gewisser Wirbelloser (Seeigel, Seesterne, Egel). Bei denselben wird ebenso, wie das auch am Säugerei zu beobachten ist, das Keimbläschen allmählich aus seiner ursprünglich centralen Lage excentrisch gegen die Eioberfläche hin verschoben. Der Eileib zieht sich

unter Auspressung von Flüssigkeit — der perivitellinen Flüssigkeit oder des Perivitellins — etwas von der Eikapsel zurück und es entsteht zwischen beiden ein perivitelliner Raum. (Fig. 6.) Das an die Eioberfläche gerückte Keimbläschen schrumpft etwas ein, seine

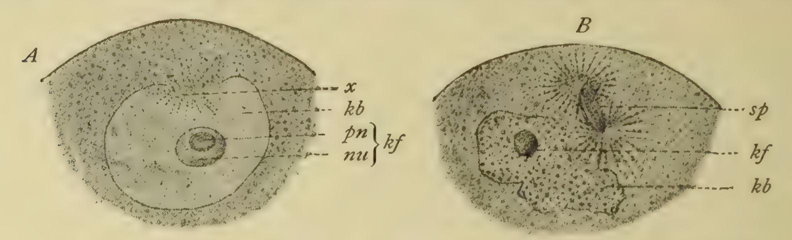


Fig. 3. Bildung der Polzellen oder Richtungskörper bei einem Seesterne (Asterias glacialis). Nach O. Hertwig.
In *A* beginnt das Keimbläschen zu schrumpfen, ein Protoplasmakörper *x* mit Strahlung löst die Membran vor sich auf und drängt in sein Inneres ein. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich aber in zwei Substanzen Nuclein und Paranuclein gesondert. In *B* ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in Resten vorhanden. In der Gegend des Protoplasmahöckers der Fig. *A* ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

Membran schwindet und es bildet sich, während sich wahrscheinlich ein Theil der Bestandtheile des Keimbläschens mit dem Bildungsdotter mischt, aus dem Reste des Keimbläschens eine Spindelfigur, wie sie bei der indirecten Kern- und Zelltheilung beobachtet wird. Wir sehen

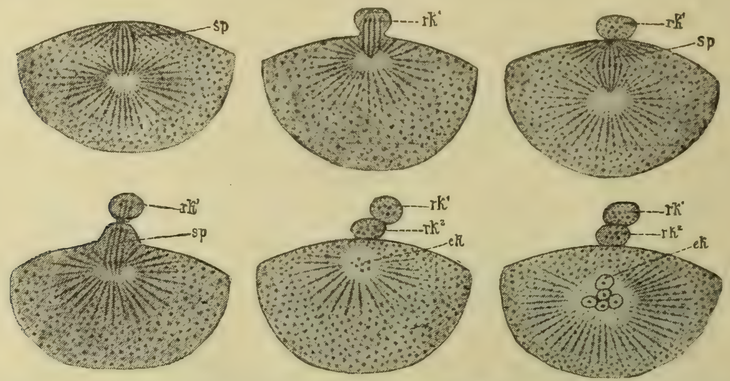


Fig. 4. Bildung der Polzellen bei Asterias glacialis. Nach O. Hertwig.
In Fig. I ist die Kernspindel *sp* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. II hat sich ein kleiner Hügel rk^1 gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. III ist der Hügel zu einer Polzelle rk^1 abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel *sp* entstanden. In Fig. IV wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. V zur zweiten Polzelle rk^2 abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern *ek* in Fig. VI.

in diesem Stadium eine achromatische Spindel, in deren Aequator die chromatischen Fadenschleifen als »Aequatorialplatte« und an deren Spindelspitzen je ein Polkörperchen umgeben von der characteristischen Strahlung der Dotterkörnchen. Sowie die Spindel mit ihrer einen Spitze

den Pol des Eies berührt, stellt sie sich aus der ursprünglichen Schieflage radiär zum Eicentrum ein. Um das am peripheren Spindelende gelegene Polkörperchen sammelt sich etwas Bildungsdotter an und ragt frei wie ein kleiner Knopf über die Oberfläche des Eileibs vor. In denselben rückt die eine Spindelhälfte hinein und nun wird durch Theilung der Spindel eine kleine Zelle vom Ei abgeschnürt, die a) aus Bildungsdotter und b) aus einer Spindelhälfte, nämlich einem Polkörperchen, einer achromatischen Spindelhälfte und der Hälfte der die Aequatorialplatte bildenden Chromatinschleifen besteht.

Diese abgeschnürte Zelle heisst wegen ihrer Entstehung am animalen Eipol »Polzelle« (nicht zu verwechseln mit den bei jeder indirecten Zelltheilung an den Spindelspitzen befindlichen »Polkörperchen«). Die Polzelle liegt nun im perivitellinen Raum zwischen Eioberfläche und Eikapsel. Der Bildung und Abschnürung der ersten Polzelle folgt alsbald ohne dazwischenliegendes Ruhestadium des Kernes die einer

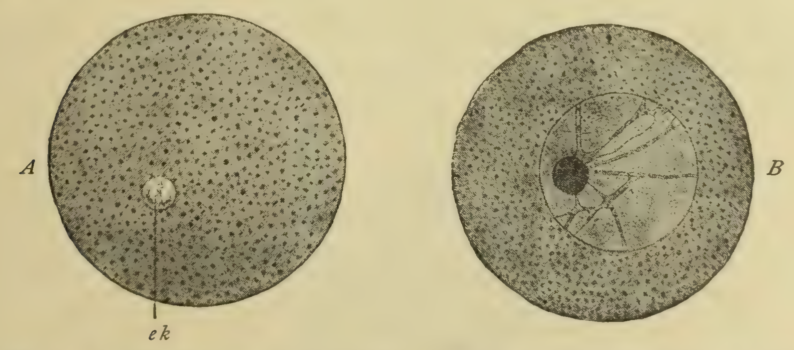


Fig. 5. *A* reifes Ei eines Echinodermen. Dasselbe schliesst im Dotter den sehr kleinen homogenen Eikern *ek* ein, und *B* unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinodermen. Beide Figuren nach O. Hertwig.

zweiten auf dieselbe Weise. Der ganze Process der Polzellenbildung ist seinem Wesen nach eine wiederholte Knospung nach dem Typus der indirecten Zelltheilung.

Aus dem im Eileibe zurückgebliebenen, durch die zweimalige Abschnürung je einer Spindelhälfte an Masse beträchtlich reducirten Reste des Keimbläschens entsteht dann ein neuer viel kleinerer Kern als das ursprüngliche Keimbläschen, der ohne ein Kernkörperchen zu besitzen, aus seiner excentrischen Lage allmählich wieder in die Eimitte rückt. Es ist das der Eikern oder weibliche Vorkern. Erst mit seiner Bildung ist das Ei reif und befruchtungsfähig.

Bei den Säugethieren werden die Polzellen noch im Ovarium abgeschnürt. Beim Kaninchen rückt das Keimbläschen mehrere Wochen vor dem Platzen des Eifollikels an die Eioberfläche. Kurz vor der Eröffnung des letzteren findet man statt seiner den Eikern im Centrum, zwei Polzellen liegen im perivitellinen Raum. Letztere können aber, wie die nachstehende Abbildung zeigt, an beiden Eipolen einander gegenüber liegen. Ob es sich in diesem Falle um eine nachträgliche Verschiebung

oder um eine Ausstossung der Polzellen an verschiedenen Eipolen handelt, konnte nicht entschieden werden.

Mit Ausnahme der Reptilien und Vögel, deren grosse stark fetthaltige Eier der mikroskopischen Untersuchung bedeutende technische Schwierigkeiten bereiten, ist die Bildung der Polzellen bei allen Wirbelthierklassen und einer grossen Reihe von Wirbellosen beobachtet und damit die Gleichartigkeit und Bedeutung des ganzen Processes erwiesen worden. Einige Zeit nach ihrer Bildung gehen die Polzellen, während sich das Ei furcht, ohne weitere Betheiligung an den Entwicklungsvorgängen zu Grunde.

Ueber die Bedeutung der Polzellen ist man gegenwärtig noch nicht über Hypothesen hinausgekommen. Man nennt dieselben auch »Richtungskörper«, weil bei der Eifurchung die erste Furche sich durch die Austrittsstelle derselben legt.

Gleichzeitig mit diesen im Eileib ablaufenden Veränderungen spielen sich noch weitere Vorgänge in den Generationsorganen der weiblichen Thiere ab, die man unter dem Namen

4. Brunst

zusammenfasst und welche sich in bestimmten, für die einzelnen Species typischen, nur durch die Trächtigkeit unterbrochenen Zeiträumen wieder-

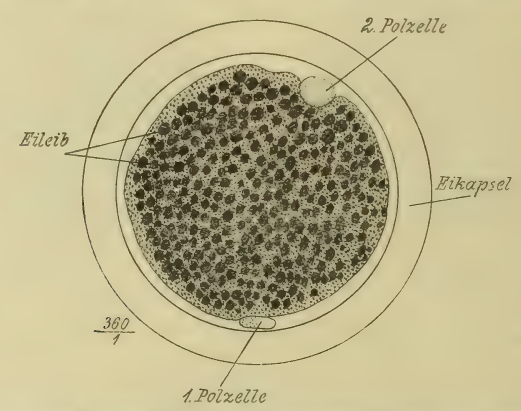


Fig. 6. Unbefruchtetes Katzenei aus dem uteruswärts gelegenen Drittel des Eileiters einer nicht belegten Katze mit zwei Polzellen. Vergrösserung $^{360}/_{1}$. Behandlung mit Osmiumsäure.

holen und mit eigenthümlichen, auf die Begattung abzielenden Veränderungen im Benehmen der Thiere gepaart sind.

Die anatomischen Veränderungen während der Brunst bestehen 1. in erhöhter, mit gesteigerter Secretion und kleineren oder grösseren Blutungen in die Schleimhaut oder Uterushöhle einhergehender Blutzufuhr zu den äusseren und inneren Genitalien: der Brunsthyperämie, 2. in Erweiterung des Cervicalcanals und 3. in der Lösung eines (unipare Thiere) oder mehrerer (multipare Thiere) reifer Eier aus dem Ovarium: der Ovulation. In dem ich bezüglich der durch die Brunsthyperämie bedingten anatomischen Veränderungen auf das III. Hauptstück verweise, sollen hier nur die am Ovarium sich ab-

spielenden und zur Eilösung oder Ovulation führenden Vorgänge berücksichtigt werden.

Die Lösung der Eier vollzieht sich dadurch, dass die stark geschwellten und durch ihren Liquor prallen Graaf'schen Follikel an einer oberflächlichen gefässfreien fettig entarteten Stelle, der Narbe oder dem Stigma platzen, und das Ei umgeben von den ihm aufsitzenden Zellen des Eihügels mit dem Liquor folliculi aus ihnen ausgeschwemmt wird. Das Platzen der Follikel tritt entweder stets an einer bestimmten Stelle des Ovariums, so beim Pferde an der grubenförmig eingezogenen Keimplatte[1]), der Emissionsgrube, oder an einer beliebigen Stelle der Eierstocksoberfläche im Bereiche der Keimplatte (übrige Hausthiere) ein. Durch die Berstung des Follikels wird auch die Keimplatte über ihm zersprengt, zugleich führt die Berstung zu einer nicht ganz unbeträchtlichen Blutung in die leere und zusammengefaltete Follikelhöhle (Pferd, Schwein) oder die Blutung ist gering (Wiederkäuer, Fleischfresser). Nach dem Platzen des Follikels wandelt sich dieses Blutcoagulum, das entweder eine hochrothe (Wiederkäuer) oder dunkelrothe bis schwarzbraune (Pferd, Schwein) Farbe zeigt, rasch in ein ziegelorange- oder braun-rothes wucherndes birnförmiges Narbengewebe um, das man als gelben Körper oder corpus luteum bezeichnet.

Der gelbe Körper kann bei der Stute die Grösse einer Welschnuss erreichen und so gross wie das ganze übrige Ovarium werden; bei den übrigen Thieren bleibt er viel kleiner. Wird das Ei nicht befruchtet, so bildet sich der gelbe Körper wegen einer bald wieder einsetzenden neuen Brunsthyperämie, welche die Rückbildung der Narbe begünstigt, rasch zurück, Corpus luteum spurium. Wird das Ei dagegen befruchtet, so beschränkt sich die stabil gewordene Brunsthyperämie auf den Uterus und die Scheide etc., der Eierstock aber wird, wie ich wiederholt constatiren konnte, blutarm, der gelbe Körper bildet sich nur langsam zurück und erhält sich bis kurz vor der Geburt, corpus luteum verum.

Im Wesentlichen bestehen die gelben Körper aus jungem Bindegewebe, pigmentirten Zellen epithelialer Natur, Wanderzellen und je nach ihrem Alter aus in Resorption begriffenen Blutcoagulis oder Hämatoidincrystallen (Kuh). Die Entwicklung des gelben Körpers setzt übrigens schon vor dem Platzen des Follikels durch Wucherung der bindegewebigen Theca ein. An Stelle der gelben Körper findet man später orangrothe, bräunliche, rostfarbene oder schwärzliche und bei völliger Rückbildung reine weisse Narben vor (corpus candicans). Beim Bersten der Follikel spielen die diffusen oder die Gefässe begleitenden glatten Muskelfasern des Ovariums zweifellos eine Rolle und können die bei der Begattung eintretenden reflectorischen Contractionen wirksam sein.

---

1) »Keimplatte« heisst das bei den noch nicht geschlechtsreifen Hausthieren plattenförmig verdickte und mit sehr scharfem Rande begrenzte Keimepithel der Eierstocksoberfläche.

Die Lösung der Eier erfolgt übrigens unabhängig von der Begattung, denn man findet auch bei in Einzelhaft gehaltenen oder nicht zur Begattung gekommenen Thieren die abgegangenen Eier.

Die aus dem Ovarium bei Multiparen nach einander serienweise austretenden Eier gelangen in den Eileiter. Diese Ueberführung wird dadurch gesichert, dass sich die an glatten Muskelfasern reiche Ampulle des Eileiters über die frei liegenden Eierstöcke (Wiederkäuer) hinstülpt, wie ich das bei brünstigen und kurze Zeit trächtigen Schafen wiederholt sah, und dadurch die Flüssigkeit des platzenden Follikels und das Ei gleichsam einschlürft oder bei Eierstöcken, welche in Bauchfelltaschen eingewickelt liegen (Schwein, Pferd, Fleischfresser) sich über die Spalte dieser Tasche herüberlegt. Abgesehen von dieser Beweglichkeit der Eileiterampulle kommt, wie man sich experimentell mit aller Sicherheit überzeugt hat, der durch die Flimmerzellen der Eileiter uterinwärts hervorgerufene Wimperstrom in Betracht, welcher das im liquor folliculi schwimmende Ei in den Eileiter hineinspült und bei Unwegsamkeit eines Eileiters Eier von dem Eierstock einer Seite sogar in den Eileiter der anderen Seite hinüberschlürfen kann: äussere Ueberwanderung der Eier. Ist das Ei in den Eileiter gelangt, so wird es durch die Wimperbewegung, oder nach Ansicht Mancher durch peristaltische Contractionen des Eileiters in den Uterus geleitet.

An dem aus dem Follikel in die Tube übertretenden Ei ist eine Lockerung der spindelförmig gewordenen und gequollenen, dem Ei aufsitzenden Epithelzellen, welche bald zu deren Abstreifung führt, sowie eine Quellung der Eikapsel zu beobachten, beides zusammen Momente, die den Eintritt der Samenzellen durch die Kapsel erleichtern.

II. Kapitel: Die Befruchtung.

Unter Befruchtung versteht man die Vereinigung von Ei- und Samenzelle. Bei Thieren, welche Eier und Samen ins Wasser absetzen, ist die Befruchtung eine äussere d. h. Samen- und Eizelle kommen ausserhalb der elterlichen Organismen zur Vereinigung. Bei anderen Thieren dagegen muss behufs Ueberführung der Samenzellen in die weibliche Generationsorgane eine Begattung stattfinden und dann spricht man von innerer Befruchtung, da sich die Vereinigung der Samen- und Eizelle in den Generationsorganen des weiblichen Thieres vollzieht. Begattung und Befruchtung fallen niemals zeitlich zusammen, letztere ist stets von ersterer durch einen kürzeren oder längeren Zeitraum getrennt. Der Ort der Befruchtung ist abhängig von dem Zusammentreffen lebender Samenzellen mit einem reifen ebenfalls noch lebensfähigen Ei. Bei den Säugethieren wird der Samen durch die Begattung in die Scheide (Schwein, Katze?) oder direct in den Uterus (Wiederkäuer, Stute, Hund) ausgespritzt und die Samenzellen gelangen nun durch ihre Eigenbewegung in den Eileiter und, vielleicht unterstützt von antiperistaltischen Bewegungen desselben, auf die Ei-

leiterampulle, ja sie sind wiederholt auch auf der Eierstocksoberfläche (Hund) gefunden worden. Der Regel nach treffen Ei und Samen im eierstockwärts gelegenen Drittel des Eileiters zusammen und hier vollzieht sich auch normalerweise die Befruchtung.

Unter anormalen Verhältnissen kann aber auch das nach Eröffnung des Follikels in diesem hängen gebliebene Ei im Ovarium selbst durch den Riss in der Follikelwand befruchtet werden und sich weiter entwickeln (Eierstocksträchtigkeit); oder es können nicht in den Eileiter gelangte irgendwo am Peritoneum angeklebte Eier in der Bauchhöhle befruchtet werden und sich an der betreffenden Stelle weiter entwickeln (Bauchhöhlenträchtigkeit). Bleibt ein befruchtetes Ei an den Fransen der Eileiterampulle oder irgendwo im Eileiter hängen und entwickelt sich da weiter, so spricht man von Eileiterträchtigkeit. Ein Eindringen der Samenfäden durch die intacte Wand des Eifollikels und damit eine Befruchtung innerhalb eines ungeplatzten Follikels ist nicht möglich.

Ein Ei, das ohne lebensfähigem Samen zu begegnen den Eileiter passirt hat, ist im Uterus angelangt nicht mehr befruchtungsfähig, sondern geht zu Grunde.

Da eine Untersuchung der feineren Vorgänge bei der Befruchtung an Säugethiereiern wegen deren Kleinheit und Undurchsichtigkeit, abgesehen von dem hohen Preise der Versuchsthiere auf viele Schwierigkeiten stösst, so empfiehlt es sich, ein allgemein gültiges Schema dieser Vorgänge nach den an künstlich befruchteten Eiern gewisser Echinodermen und Fische gewonnenen Erfahrungen aufzustellen.

In das reife, nach Bildung der Polzellen mit Eikern versehene Ei gelangt von den massenhaften, die Eikapsel durchsetzenden Samenzellen nur eine einzige und zwar diejenige, welche die Eikapsel zuerst radiär durchbohrt hat. Wo dieselbe die Eioberfläche mit ihrem Kopfe berührt, erhebt sich alsbald die helle, von der Kapselinnenfläche durch den perivitellinen Raum getrennte Rindenschicht des Eileibs zu einem kleinen, in eine Spitze ausgezogenen Hügel, dem Empfängniss- oder Imprägnationshügel, in den sich die Samenzelle unter pendelnden Bewegungen ihres Schwanzes einbohrt. Von dieser Stelle aus bildet sich gleichzeitig als eine Ausscheidung von der Dotteroberfläche her eine schliesslich den ganzen Eileib einhüllende sehr feine Membran, die Dotterhaut, welche allmählich unter Ausscheidung von Flüssigkeit durch einen deutlichen Zwischenraum von der Oberfläche des Eileibs sich etwas abhebt und das Eindringen weiterer Samenzellen, die entweder noch einige Zeit im perivitellinen Raum oder auf der Eikapsel zu finden sind, verhindert.

Ausser der Ausscheidung einer Dotterhaut müssen aber das Eindringen weiterer Samenzellen abweisende Kräfte, vor allem in der intacten molecularen Structur des Eies gesucht werden, denn auch bei gewissen Thieren, deren Eier keine Dotterhaut bei der Befruchtung ausscheiden, ist nach dem Eindringen einer Samenzelle der Zutritt weiterer, ohne äusserlich wahrnehmbare Veranstaltung unmöglich geworden.

Die Samenzelle, deren Schwanz bald nachdem sie mit dem Empfängnisshügel zusammengetroffen ist, seine Schwingungen einstellt, wird nun durch den sich zurückziehenden Empfängnisshügel in den

Eileib hereingezogen; über ihr schliesst sich dann die Dotterhaut und der Dotter. Im Innern des Eileibes wird der Schwanz (und das Mittelstück und Uebergangsstück?) der Samenzelle, ersterer wahrscheinlich durch Auflösung, sehr bald unsichtbar. Der aus dem Chromatingerüste



Fig. 7. Ei von Asterias glacialis in Befruchtung nach Fol.
A, *B*, *C* stellen kleinere Eiabschnitte dar. Die Samenzellen sind in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* erhebt sich der Empfängnisshügel und ist in *B* mit der am weitesten eingedrungenen Samenzelle zusammengetroffen. In *C* ist letztere ins Ei eingedrungen und es hat sich eine mit kraterförmiger Oeffnung versehene Dotterhaut abgebildet.

der samenbildenden Zelle hervorgegangene Kopf des Samenfadens dagegen bildet sich zu einem sehr kleinen, sich bald etwas vergrössernden rundlichen oder ovalen, intensiv färbbaren Kügelchen mit Kernstructur um, dem Samen-, Sperma- oder männlichen Vorkern. Während

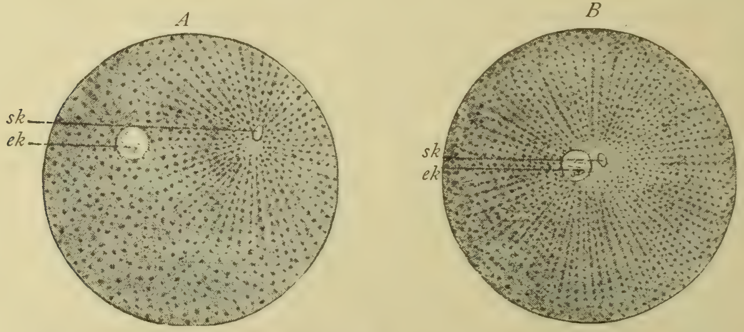


Fig. 8. *A* und *B* befruchtete Eier eines See-Igels nach O. Hertwig.
A der Kopf der eingedrungenen Samenzelle hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*ek*) entgegengerückt. *B* der Samenkern (*sk*) und der Eikern (*ek*) sind nahe zusammengerückt und beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

sich derselbe langsam dem im Mittelpunct des Eies gelegenen Eikerne oder dem weiblichen Vorkern nähert, tritt um ihn, da er wie ein Anziehungspunct auf die Dotterkörner wirkt, eine zuerst nur kleine, später immer deutlicher und grösser werdende Strahlenfigur auf, während ihm zugleich der ebenfalls von einer Strahlenfigur umgebene Eikern ent-

gegenrückt und entweder so ziemlich in der Mitte des Eies oder noch etwas excentrisch mit ihm zusammentrifft. Jetzt umgiebt beide Kerne eine den ganzen Eileib durchsetzende gemeinsame Körnchenstrahlung. Beide Kerne legen sich unter gegenseitiger Abflachung an einander und verschmelzen schliesslich zu einem einzigen neuen Kerngebilde, dem Furchungskern. Der ganze Befruchtungsvorgang dauert beim Seeigel etwa 10 Minuten.

Die augenscheinlichen Vorgänge in dem ganzen morphologisch so scharf charakterisirten Befruchtungsvorgang spielen sich vor allem an den Kernen, dem Sperma- und Eikerne ab und es liegt somit nahe, das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung der Geschlechtskerne zu sehen und zugleich das vererbende Princip nur in diesen Kernen zu suchen. Die Mehrzahl der Autoren sieht denn auch nur die Kerne als Träger der Vererbungssubstanz und als solche vielfach wieder das Chromatin der Kerne an, während andere die Befruchtung als eine Conjugation zweier Zellen auffassen, deren Protoplasma sich vermischt und deren Kerne nach Ausstossung der Polzellen sich vereinigen und den Kern des befruchteten Eies, den Fruchungskern, bilden. Auch die Frage, ob es sich bei der »Verschmelzung« des Ei- und Spermakernes, um eine eigentliche materielle Vereinigung, etwa um eine Art Zusammenfliessen, oder nur um eine Vermengung der gesammten männlichen und weiblichen Kernbestandtheile: der die Chromatinfäden aufbauenden Microsomen, des Kernsaftes, der Kernspindel und der Polkörperchen der verschmelzenden Kerne und das selbstständige morphologische Fortbestehen aller dieser Theile im Furchungskerne neben einander handelt, wird gegenwärtig eingehend studirt. Nach den bislang vorliegenden Erfahrungen bleiben die Chromatinfäden der den Ei- und Spermakern aufbauenden Microsomen im Furchungskern neben einander unterscheidbar.

Im Gegensatze zu der eben geschilderten normalen Monospermie, dem Eindringen einer einzigen Samenzelle ins Ei, ist für die Eier der Neunaugen und Kröten das Eindringen mehrerer Samenzellen, also physiologische Polyspermie beschrieben worden. Erneute Untersuchungen dieser Verhältnisse werden um so nothwendiger, als in jüngster Zeit künstliche Befruchtungsversuche an überreifen oder durch abnorme Temperaturen geschwächten oder narcotisirten Seeigeleiern das Vorkommen einer pathologischen Polyspermie ergeben haben. Durch eine Art Lähmung des Eileibs unterbleibt dann die Ausscheidung einer Dotterhaut, das Ei verliert die Fähigkeit, die Samenzellen abzuweisen und es dringen zwei oder mehrere derselben gleichzeitig in dasselbe ein. Die Entwicklung solcher Eier kann, soweit man bis jetzt sieht, eine anomale sein, braucht es aber nicht in allen Fällen zu sein. Diese Untersuchungen versprechen nicht nur für die Entstehung der Missbildungen, sondern auch für die Erkentniss der Lebensvorgänge in den Zellen und die Lehre von der Befruchtung sehr wichtige Aufschlüsse.

III. Kapitel: Die Eifurchung oder Eitheilung.

Mit der Bildung des »Furchungskernes« betrachtet man die Befruchtung als vollzogen. Durch sie wird ein wiederholter Theilungs-

prozess der Eizelle eingeleitet, der zur Entwicklung eines neuen vielzelligen Individuums führt und als Eifurchung bezeichnet wird. Ihrem Wesen nach ist diese als eine vielfach sich wiederholende Kern- und Zelltheilung aufzufassen, welche die Zellen zum Aufbau des Embryos und seiner Anhänge liefert. Alle diese Zellen und ihre Kerne sind also in ununterbrochener Folge von der Eizelle und dem Furchungskerne abzuleiten.

Der durch die Verschmelzung des Ei- und Samenkernes gebildete rundliche Furchungskern liegt umgeben von der Dotterstrahlung im

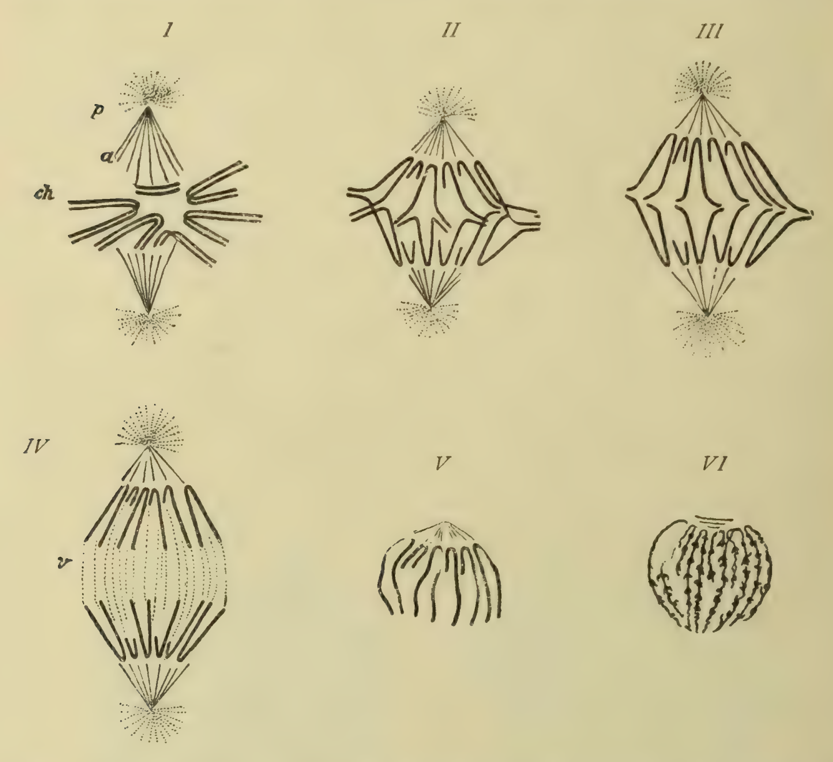


Fig. 9. Schema der Kern- und Zelltheilung aus den mittleren und Endstadien der Mitose. Nach C. Rabl.

ch chromatische Segmente, *a* achromatische Spindel, *p* Polstrahlung derselben, *v* Verbindungsfäden. Es wird nur ein Theil der chromatischen Segmente dargestellt: *I* Spaltung der primären in die secundären Segmente, *II* und *III* Umordnung der secundären Segmente in zwei Gruppen (Metakinese), *IV* Bildung der Tochtersterne, *V* ein Tochterstern weiter entwickelt, *VI* ein fast ganz ausgebildeter Tochterkern.

Eicentrum, wird aber sehr bald etwas länglich und undeutlicher. Ebenso verliert die Dotterstrahlung an Deutlichkeit und verwischt sich, während zwei neue Strahlensysteme an den beiden Polen des sich in die Länge streckenden Kernes auftreten. Die weiteren Vorgänge sind dann dieselben, wie bei der indirekten Kern- und Zelltheilung, nämlich:

1. Ausbildung der achromatischen Kernspindel und der Pol-Körperchen oder Attractionssphären;
2. Bildung der Aequatorialplatte aus V förmigen Chromatinschleifen;
3. nach Zahl gleichheitliche Vertheilung der längsgetheilten Schleifen auf je eine Spindelhälfte;
4. schliessliche Anordnung derselben zu einem Tochterstern, um das je einer Spindelhälfte aufsitzende Polkörperchen und
5. Umwandlung zu je einem Tochterkern der neuen durch Einschnürung des Eileibs gebildeten beiden Tochterzellen, die nun innerhalb einer gemeinsamen Hülle, der Eikapsel gelegen etwas abgeplattete einander zugekehrte Flächen besitzen.

Nach kurzer Pause theilen sich die beiden Tochterzellen abermals

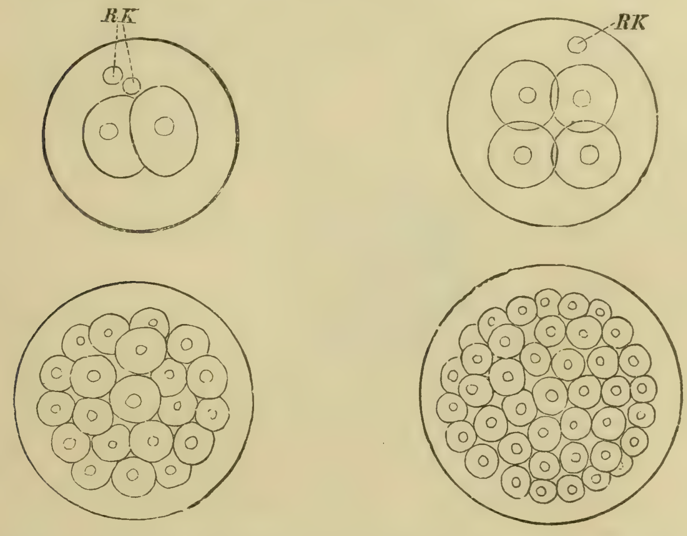


Fig. 10. Schema der äqualen und totalen Furchung des Säugethiereies.
A erstes Furchungsstadium, *RK* Polzellen. *B* und *C* weitere Furchungsstadien, *RK* Polzellen. *D* Maulbeerstadium.

und das Ei wird demnach in Folge der sich wiederholenden Theilungen zuerst in zwei, dann in vier, acht, zwölf, sechzehn u. s. w. Furchungszellen oder Merocyten zertheilt, die schliesslich einen maulbeerförmigen Ballen mit höckeriger Oberfläche, die immer noch mikroskopische Maulbeerkugel oder Morula formiren.

Die Furchung scheint übrigens, abgesehen von den beiden ersten Furchensystemen, nachträglich nicht immer streng nach obigem für das Kaninchen gültigen Schema zu verlaufen. Siehe die nachstehende Figur von einem Katzenei mit 9 Furchungszellen. Störung in der Furchung und anomaler Verlauf derselben führen zu den weitgehendsten Missbildungen des Embryos.

Ein specielles Furchungsschema für die Eier der verschiedenen Haussäugethiere ist noch nicht festgestellt worden. Bei Amphibien geht

die erste Furche durch die Eintrittsstelle der Spermazelle in den Eileib, markirt die künftige Bauchfläche des Embryos und theilt das Ei in die spätere rechte und linke Seite des Embryo.

Im Allgemeinen ist die Gesetzmässigkeit in dem Auftreten der Furchen bedingt durch das Verhältniss, in welchem Kern und Bildungsdotter zu einander stehen. Es gilt als Regel:

1. Die Theilungsebene halbirt stets die Achse der Kernspindel rechtwinklig.
2. Die Achse der Kernspindel richtet sich in ihrer Lage nach Form und Differenzirung des sie umhüllenden Bildungsdotters (Protoplasmas) in der Weise, dass die beiden Pole derselben sich stets in der Richtung der längsten Achse der Protoplasmamassen einstellen. Es wird demnach die Spindelachse stets im langen Durchmesser einer ovalen Protoplasmaanhäufung liegen und die Theilungsachse senkrecht auf die lange Spindelachse gerichtet sein müssen.

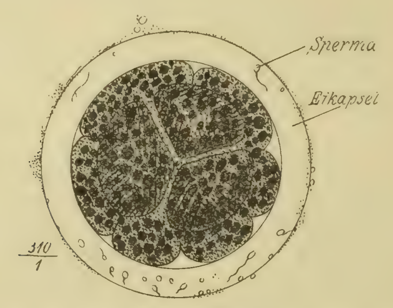


Fig. 11. Ei der Katze aus der Mitte des Eileiters mit 9 Furchungszellen nach Fixirung mit 1 pCt. Osmiumsäure. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

Da nach abgelaufener erster Theilung jede Furchungszelle etwa halbkugelig ist, kann sich nach dem angeführten Gesetze die Tochterspindel nur parallel der Grundfläche jeder Halbkugel einstellen und die Folge davon ist dann natürlich die Halbirung beider Tochterzellen senkrecht auf die Grundfläche u. s. w.

Nach dieser Schilderung ist die Grösse der durch die Furchung gelieferten Zellen eine nahezu gleiche und in diesem Falle spricht man von einer gleichmässigen, adäqualen oder äqualen Furchung. Wird durch dieselbe das ganze Ei sofort zerfurcht, so ist sie auch zugleich eine totale.

Nur mit wenig Nahrungsdotter beschwerte Eier (z. B. die Eier der Säugethiere mit Ausnahme des einen grossen vollständigen Nahrungsdotter besitzenden Eies des Ameisenigels und Schnabelthieres) furchen sich total.

Je mehr aber der Bildungsdotter mit Nahrungsdotter überladen wird, um so langsamer und ungleichmässiger verläuft auch der immer zuerst an der den Kern enthaltenden Anhäufung von Bildungsdotter einsetzende Furchungsprozess, um so mehr kommt es damit auch zu

einer partiellen Furchung und zur gegensätzlichen Ausbildung des in Furchung begriffenen animalen oder Keimpols und eines noch ungefurchten oder wenigstens in der Furchung zurückgebliebenen vegetativen oder Dotterpols.

Die in diesem Falle am animalen Pole des Eies durch die Furchung

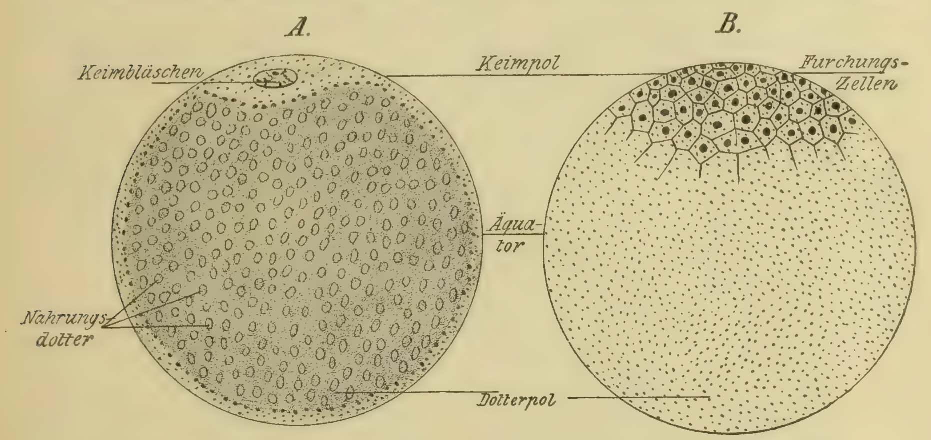


Fig. 12. *A* Schema eines meroblastischen Eies im optischen Durchschnitt. *B* Schema der partiellen und inäqualen Furchung, Flächenbild.

gebildete allmählich den ganzen Dotter umwachsende, aus Furchungszellen bestehende Haut nennt man dann Keimhaut oder Blastoderm (viele Knochenfische, Reptilien, Vögel, Ameisenigel und Schnabelthier).

In vielen Fällen wird ferner das Ei zwar sofort total, aber in sehr ungleiche Segmente zerklüftet. Dann hat man ein Beispiel von totaler,

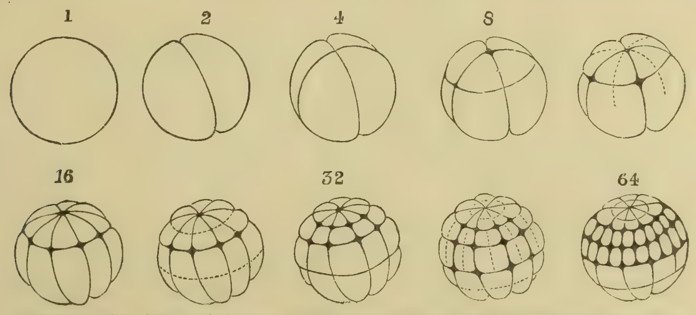


Fig. 13. Schema der inäqualen und totalen Furchung des Froscheies; nach A. Ecker. Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Summe der in den betreffenden Stadien vorhandenen Segmente an.

aber ungleichmässiger oder inäqualer Furchung (Cyclostomen, Knorpelfische, Amphibien).

Je intensiver die Furchung verläuft, um so rascher müssen bei zunehmender Zahl die Furchungszellen an Grösse abnehmen; sie messen im Maulbeerstadium bei Kaninchen nur noch etwa 20—45 μ.

Bald tritt nun in der ursprünglich soliden Morula der höheren

Säugethiere, wenn das Ei in den Uterus gelangt ist, eine spaltförmige mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllte Höhle, die Furchungshöhle, auf, welche eine äussere, der Innenfläche der Eikapsel anliegende aus cubischen oder flachen Zellen bestehende, Lage abtrennt von einem der Innenfläche dieser Zelltapete anliegenden kugeligen Zellpfropf.

So entsteht aus der soliden Maulbeerkugel allmählich (s Fig. 14 u. 15) eine epitheliale Blase, die Keimblase oder Blastula, welche unter Vermehrung ihres flüssigen von der Uterinschleimhaut durch die Keimblasenwand transsudirten und als Nährmaterial aufzufassenden Inhalts und Vergrösserung ihrer Höhle rasch zu einem nun auch mit unbewaffnetem Auge sichtbaren Bläschen heranwächst. Das Ei besteht beim Kaninchen, dessen Eier in diesen Stadien am besten gekannt sind, bei einer Grösse von $^5/_4 - 3$ *mm*:

1. aus Hüllgebilden, nämlich

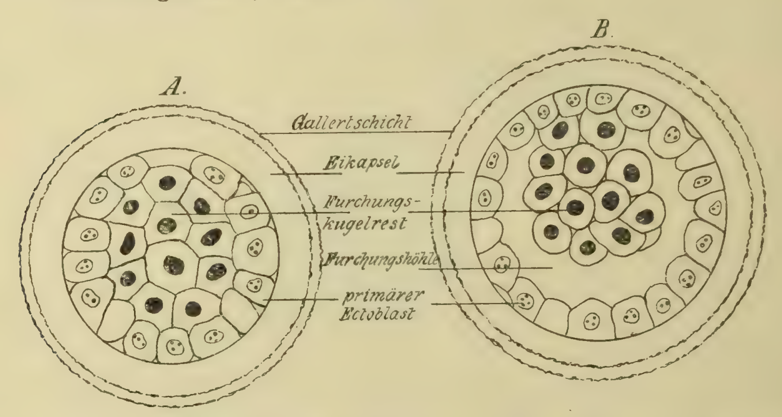


Fig. 14. Optische Querschnitte des Kanincheneies in zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien; nach E. v. Beneden.

A das Ei ist noch ein durch die Furchung entstandener solider Zellenhaufen. *B* Entwicklung der Keimblase nach Auftreten der Furchungshöhle.

   a) der dicken vom Eileiter der Eikapsel auf gelagerten Gallertschichte und
   b) der gequollenen Eikapsel; ferner

2. aus den durch die Furchung gelieferten zelligen Elementen:
   a) einer der Innenfläche der Eikapsel anliegenden einschichtigen Lage flacher Zellen, die durch Abflachung der aus cubischen Zellen bestehenden Schichte (Fig. 14 *B*) hervorgegangen ist und die nach ihrem Entdecker Rauber'sche Deckschichte oder primärer Ectoblast heisst (Fig. 15) sowie
   b) aus einem scheibenförmigen verdickten 2—3fach geschichteten dieser Deckschichte inwendig anliegenden Zellhaufen, dem Furchungskugelrest (Fig. 15). Er ist aus dem Zellpfropfe (Fig. 14 *B*) hervorgegangen und liegt am animalen Pole der Keimblase. Sein scharfer in vereinzelte Zellen aufgelockerter Rand wächst allmäh-

lich an der Innenfläche der Rauber'schen Deckschichte gegen den vegetativen Pol der Keimblase zu weiter, wodurch die ursprünglich grösstentheils einschichtige Keimblasenwand schliesslich in ihrer ganzen Totalität doppelschichtig wird und am animalen Pole eine kreisrunde verdickte, bei durchfallendem Lichte undurchsichtige Stelle erkennen lässt, den Embryonalfleck.

Der primäre Ectoblast geht beim Kaninchen — über sein Vorkommen bei den übrigen Haussäugethieren fehlen Nachrichten — unter schuppenartiger Abflachung seiner anfänglich cubischen Elemente zu Grunde.

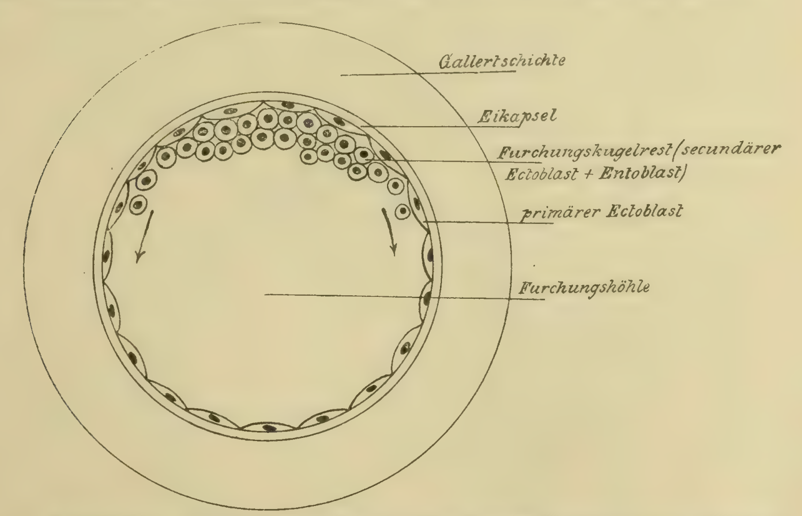


Fig. 15. Kaninchenei, 70—90 Stunden nach der Befruchtung; nach E. von Beneden. Ausbildung der Keimblätter.

B. Keimblattbildung und Ausbildung der Leibesform.

IV. Kapitel: Die Bildung der Keimschichten oder Keimblätter; der Embryonalschild.

Unter einem Keimblatt oder einer Keimschichte versteht man die flächenhafte Anordnung embryonaler Zellen zur hautartigen Begrenzung der Ober-, resp. Innenfläche des Embryo und seiner Anhänge.

Man unterscheidet drei Keimblätter:

1. das äussere Keimblatt — Aussenkeim — Ectoblast oder secundärer Ectoblast im Hinblick auf den primären Ectoblast oder die Rauber'sche Deckschichte;

2. das innere Keimblatt — Innenkeim — Entoblast und

3. das mittlere Keimblatt — Mittelkeim — Mesoblast.

Ectoblast und Entoblast werden zusammen als primäre Keimschichten insofern bezeichnet, als zwischen ihnen erst später noch die secundäre mittlere Keimschicht auftritt.[1])

[1]) Der primäre Ectoblast oder die Rauber'sche Deckschichte hat nicht den Werth eines Keimblattes, sondern nur den einer vergänglichen Hülle.

Die Entstehung der primären Keimschichten muss man sich in der Weise vorstellen[1]), dass der den Embryonalfleck bildende Furchungszellenrest sich in zwei übereinanderliegende Platten spaltet, nämlich

a) in eine einschichtige, becherförmig an der Innenfläche des primären Ectoblasts bis zum vegetativen Pol vorwachsende (Fig. 16) und dort sich zur Hohlkugel abschliessende epitheliale Zelltapete, deren Zellen sich im Bereiche des Embryonalfleckes allmählich zu schlanken Cylindern umgestalten und eine einfach oder mehrfach geschichtete kreisrunde, nabelförmig vorspringende Verdickung die erste Anlage des Embryo, den Embryonalschild formiren (s. Figg. 15 u. 16) und an dessen Rändern in den Keimblasenectoblast übergehen.

Diese Schichte, der Reste des primären Ectoblats noch

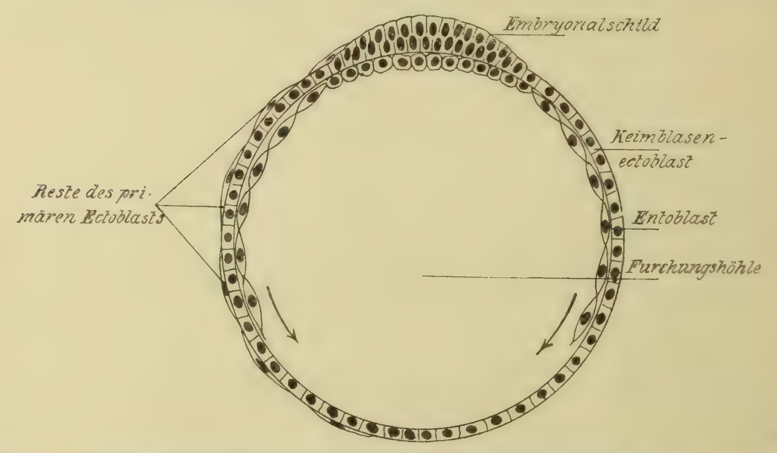


Fig. 16. Schema der weiteren Ausbildung der Keimschichten des Kanincheneies. Die Eikapsel und die Gallerthülle sind nicht mehr gezeichnet.

zeitweilig aufliegen können, ist der secundäre oder bleibende Ectoblast.

b) Der an der Innenfläche des secundären Ectoblasts gelegene Furchungskugelrest wächst dann entweder (Kaninchen) in Gestalt einer zweiten Zelltapete mit freien Rändern, wie der Ectoblast becherförmig (Fig. 16 in der Richtung der beiden Pfeile) bis zum vegetativen Pol vor und schliesst sich hier zu einer vom Ectoblast umschlossenen Hohlkugel ab.

Oder es entsteht, wie man von anderen Säugethierspecies (z. B. vom Igel) weiss, in dem nach Bildung des bleibenden Ectoblasts noch übrigen Furchungskugelrest eine centrale Höhle (Fig. 17). Durch Vergrösserung

---

1) Mit Ausnahme des Kaninchens liegen über die Bildung der primären Keimschichten bei den Haussäugethieren mit den Hilfmitteln der gegenwärtigen Technik unternommene Untersuchungen nicht vor. Die ersten Vorgänge, welche zur Entoblastbildung führen, werden sehr verschieden aufgefasst.

dieser Höhle und Vermehrung der ihre Wand bildenden Zellen wird eine Blase gebildet, die sich schliesslich mit einschichtiger Wand der Innenfläche des Ectoblasts anlegen muss.

In beiden Fällen heisst die dem Ectoblast innen anliegende Zellschicht Innenkeim oder Entoblast.

Nach Bildung dieser beiden primären Keimschichten besteht also die Keimblase, abgesehen von

1. der stark verdünnten Eikapsel (Fig. 15, welche in den übrigen Figuren weggelassen ist), soweit eine solche um diese Zeit überhaupt noch vorhanden ist (Pferd? Hund, Katze?, Kaninchen — beim Schafe und Schweine ist sie schon geschwunden) und der ihr aufliegenden, ebenfalls im Schwinden begriffenen Gallertschichte (Pferd, Kaninchen);

2. aus dem Ectoblast mit dem einschichtigen (Kaninchen, Raubthiere) oder mehrschichtigen (Wiederkäuer) Embryonalschild und

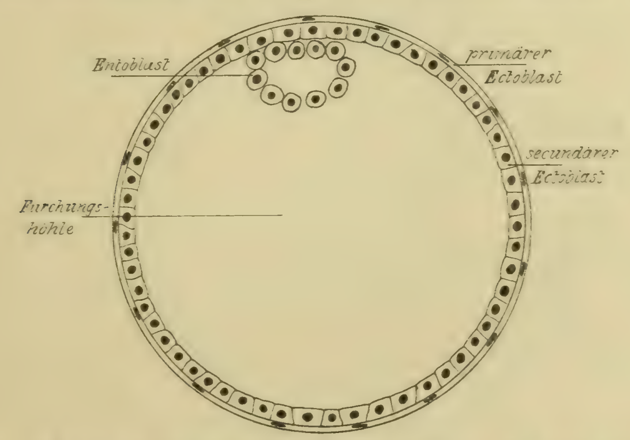


Fig. 17. Schema der Entoblastbildung durch Dehiscenz des nach Bildung des secundären Ectoblasts noch übrigen Furchungskugelrests beim Igel; nach Hubrecht.

3. aus dem einschichtigen Entoblast.

4. zwischen beiden entsteht in der Embryonalanlage und deren nächster Umgebung dann noch der Mesoblast.

Nicht die ganze Keimblase wird aber in den Embryo umgewandelt, sondern nur der kleine als Embryonalschild bezeichnete Theil derselben, der sich mehr oder weniger von der übrigen Keimblase abschnürt und über deren Niveau erhebt. (Fig. 18.)

Der übrige, bei weitem grössere Theil der Keimblase wird zur Bildung von embryonalen Anhängen verwendet, die als Nabelblase und Fruchthüllen noch näher berücksichtigt werden sollen.

Aus den Keimblättern gehen die einzelnen Gewebe, Organe und Apparate durch morphologische und histologische Differenzirung hervor.

Durch ungleiches Wachsthum in den einzelnen Gebieten des sich vergrössernden Embryonalschildes und der Keimblase entstehen

Verdickungen, Faltenbildungen, sowie Aus- und Einstülpungen, welche zu immer complicirteren Formen des Embryo und seiner Anhangsorgane führen. Auf dem Wege der Arbeitstheilung ändern die anfänglich ziemlich gleichartig erscheinenden Zellen behufs verschiedener physiologischer Leistungen ihre Form und es entstehen Verbände gleichartiger Zellen zu gleicher Leistung, die Gewebe. Diese verbinden sich behufs noch complicirterer Leistung zu Organen und diese endlich zu Apparaten.

Früher fasste man jedes Keimblatt als histologisches Primitivorgan auf, aus dem man ganz bestimmte und specifische Gewebe und Organe hervorgehen liess, in neuerer Zeit aber machen sich gestützt auf vergleichend embryologische Untersuchungen Einwendungen gegen

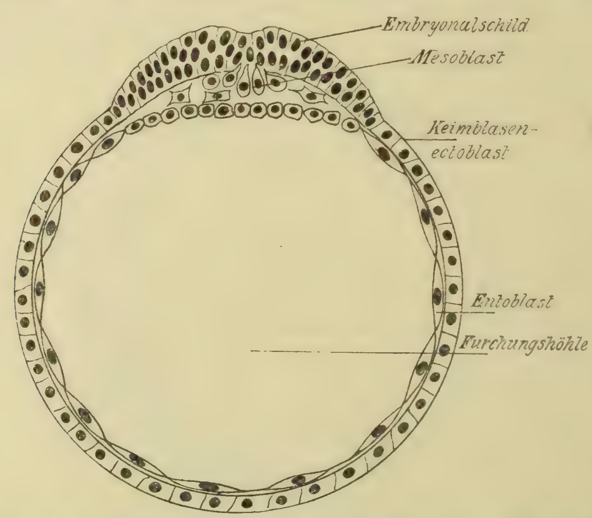


Fig. 18. Schema des dreischichtigen Keimes eines Säugethiers nach dem Verschwinden des primären Ectoblasts.

diese Auffassung insofern geltend, als man fand, dass ein und dasselbe Gewebe nicht nur bei Thieren verschiedener Klassen, sondern auch bei ein und derselben Art von verschiedenen Keimblättern geliefert werden kann (z. B. bei den Säugern glatte Musculatur sowohl aus dem Ectoblast und Entoblast als Mesoblast, Epithel sowohl von den beiden epithelial angelegten und bleibenden primären Keimschichten als auch vom Mesoblast, Mesenchym sowohl vom Ecto- als Entoblast u. A. m.).

Wenn nun auch nach dieser Anschauung, zu welcher ich mich auf Grund eigener Untersuchungen ebenfalls bekennen muss, die Keimblätter die Fähigkeit, verschiedene Gewebe aus sich herauszubilden, besitzen und somit ihrer Bedeutung als histologische Primitivorgane beraubt werden, so lässt sich doch immerhin für bestimmte Klassen, hier also die Säuger, ein Ueberblick über die Herkunft der Gewebe aus den einzelnen Keimschichten geben, der ein Zurechtfinden des Anfängers erleichtert.

1. Der Ectoblast liefert:

a) die Epidermis mit ihren Anhangsorganen (Haare, Hufe, Nägel, Krallen, Klauen; die Hornscheiden der Hohlhörner):
b) die gesammten Epithelien der Mundhöhle und des Endstücks des Mastdarmes (des Mund- und Afterdarmes), Epithel des Scheidenvorhofes und der Harnröhre.
c) die Epithelien der gesammten Hautdrüsen, sowie der eigenen und Anhangsdrüsen der Mund- und Nasenhöhle, nebst dem vorderen Lappen der Hypophyse;
d) den Schmelz der Zähne;
e) das gesammte Nervensystem incl. Sympathicus, die Stützsubstanz des Centralnervensystems (Neuroglia) und das Ependym; die Neuroepithelien der Sinnesorgane und das Tapetum nigrum der Netzhaut;
f) die Linse des Auges und ihre Kapsel;
g) den caudalen Theil des Urnierenganges und damit das Epithel der Harnleiter und der bleibenden Niere;
h) die eigene glatte Musculatur der Knäueldrüsen der Haut;
i) das Epithel des Amnios und des amniogenen Chorions.

2. Der Entoblast:

a) das gesammte Epithel des Darmcanals (mit Ausschluss des Mund- und Afterdarmes);
b) das Epithel der eigenen Drüsen des Darmes und seiner grossen Anhangsdrüsen (Bauchspeicheldrüse, Leber, Schilddrüse, Thymus);
c) das Epithel des Respirationsapparates (des Kehlkopfes, der Luftröhre, Bronchien und Lungen);
d) glatte Muskelfasern der Lunge (?);
e) ein kleines Stück der Chorda dorsalis (Chordaentoblast);
f) das Epithel der Harn- und Nabelblase, sowie der Allantois.

3. Der Mesoblast ist ein secundäres Product der beiden primären Keimschichten und als solches nur im topographischen Sinne als Einheit aufzufassen. Er besteht aus:

a) dem epithelialen Primitivstreifen und seinem Kopffortsatz, ferner aus
b) einem zwischen den beiden primären Keimschichten wuchernden als Stütz- und Füllgewebe functionirenden Uebergangsgewebe; dem Mesenchym.

Aus a) geht hervor:

α) der grösste Theil der Chorda dorsalis und ein Theil des Darmepithels,

während b) das Mesenchym liefert:

α) die gesammte Bindesubstanz des Körpers (Bindegewebe, elastisches Gewebe, Fettgewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein) die Lymphknoten, sämmtliche Arten von Leucocyten und

β) durch Spaltbildungen das Cölom (Brust-Bauchhöhle und Keimblasencölom), die Gelenkhöhlen, Schleimbeutel, Subarachnoideal und Subduralräume; ferner die Lichtungen der Lymph- und Blutgefässe;

γ) alle Epithelien dieser Spalträume; die rothen Blutzellen;

δ) die gesammte glatte Musculatur (mit Ausnahme derjenigen der Knäueldrüsen der Haut und vielleicht der glatten Muskelfasern der Lunge?) sowie die Musculatur des Herzens;

ε) die gesammte quergestreifte Musculatur;

ζ) das Epithel der Vorniere, Urniere und der vordere Theil des Urnierenganges; das Epithel der Keimdrüsen (Hoden, Eierstöcke), sowie ihrer Ausführungsgänge (mit Ausschluss des caudalen Endes des Urnierenganges).

V. Kapitel: Weitere Differenzirungen im Embryonalschild bis zum Auftreten der Medullarfurche und der ersten Ursegmente.

Im Uterus angekommen, nimmt das während seiner Passage durch den Eileiter sich furchende Ei bald Keimblasenform an, deren

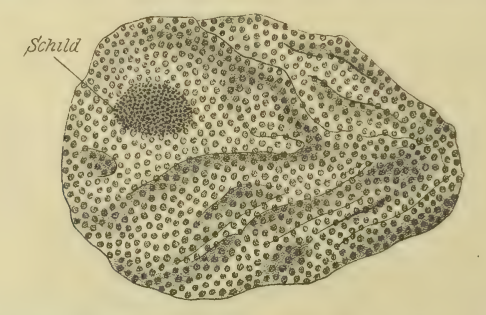


Fig. 19. Keimblase mit Embryonalschild vom Schafe, 13 Tage nach der Begattung. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

ursprünglich runde oder ovale Gestalt (Pferd, Kaninchen), bei den Raubthieren durch Auswachsen zweier im Aequator des Eies gelegener Pole länglich, später citronenförmig, bei den Hufthieren (mit Ausnahme des Pferdes) sogar spindelförmig wird. Indem ich bezüglich dieser Vorgänge auf das Kapitel »Eihäute« verweise, wähle ich als Beispiel für die weiteren im Embryonalschild platzgreifenden Gliederungen das von mir selbst eingehend untersuchte Ei des Schafes, dessen Form einstweilen als Hohlkugel angenommen werden soll.

Am 10.—12. Tage nach der Begattung liegt das Ei des Schafes als nacktes, etwa 2 *mm* im Durchmesser haltendes Bläschen frei im Uterus. Seine Eikapsel ist aufgelöst worden. Die Wand der Keimblase besteht aus dem einschichtigen Ecto- und Entoblast. Ersterer ist im Bereiche des halbkugelig vorspringenden, knapp $^{1}/_{3}$ *mm* im Durchmesser haltenden Schildes auf drei Schichten verdickt, deren cylindrische Zellen sich in reger Vermehrung befinden.

Der Rand des Schildes geht in den einschichtigen Keimblasen ectoblast über. Unter dem Schilde sind die nachträglich zum Epithel des Darmes werdenden Zellen des Entoblasts rundlich und können als Darmentoblast schon jetzt von den aus flachen, sternförmigen Zellen bestehenden Keimblasenentoblast unterschieden werden.

Von einer Rauber'schen Deckschichte findet sich um diese Zeit beim Schafe keine Spur. Sie hat, wenn überhaupt vorhanden, bei diesem Thiere keine nennenswerthe Bedeutung.

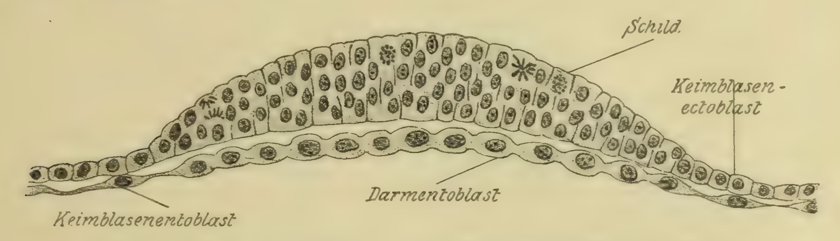


Fig. 20. Querschnitt durch den Schild der Keimblase in Pig. 19. Vergrösserung ca. $^{300}/_{1}$. Halbschematisch.

Der Embryonalschild nimmt an Länge allmählich zu und wird oval. Um denselben bildet sich eine spindelförmige Trübung, wie ein dunkler Rahmen, aus, der vom Embryonalschild durch eine helle Zone geschieden rasch an Ausdehnung zunimmt und Mesoblasthof heissen soll.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien dieses Alters zeigen, dass

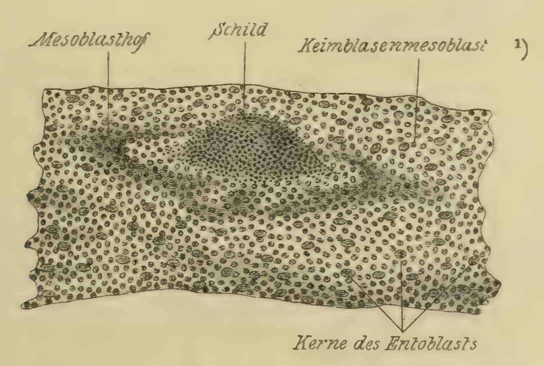


Fig. 21. Schild mit Mesoblasthof von einem 13 Tage alten Ei des Schafes. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

zwischen Schild und Darmentoblast nun eine aus theils vereinzelten, theils zusammenhängenden vielgestaltigen Zellen bestehende neue dritte, die mittlere Keimschicht, entsteht, die vom Ectoblast durchweg scharf abgegrenzt ist mit dem Rande des Darmentoblasts aber zusammenhängt und hier von dem Darmentoblastwall, einer ringförmigen verdickten Stelle des Darmentoblasts aus, gebildet wird (Fig. 22).

1) Lies: Keimblasen-»ectoblast« statt Keimblasenmesoblast.

Im Schilde selbst, und zwar excentrisch gegen dessen eines Ende zu gelegen, findet sich eine knopfförmig gegen den Darmentoblast einspringende Verdickung, deren Ränder ebenfalls zuerst vereinzelte, dann gruppenweise zusammenhängende, vielgestaltige Zellen produciren, die man als axialen Mesoblast, dem vom Darmentoblast her entstehenden peripheren Mesoblast gegenüber stellt. Diese knotenförmige

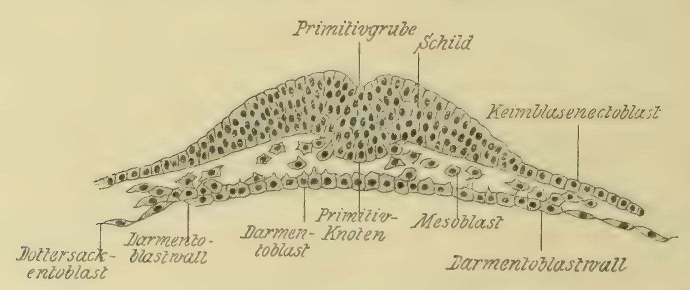


Fig. 22. Querschnitt durch den Embryonalschild des in Fig. 21 abgebildetes Eies. Beginnende Mesoblastbildung. Vergrösserung ca. $^{250}/_{1}$.

Verdickung des Schildes, der Primitivknoten, trägt an seiner Oberfläche eine seichte Grube, die Primitivgrube.

Ausser dem Darmentoblastwall liefert dann später noch die ganze Darmentoblastoberfläche Mittelkeimzellen. Der Mittelkeim wird somit beim Schafe sowohl vom Ectoblast als auch vom Entoblast her gebildet.

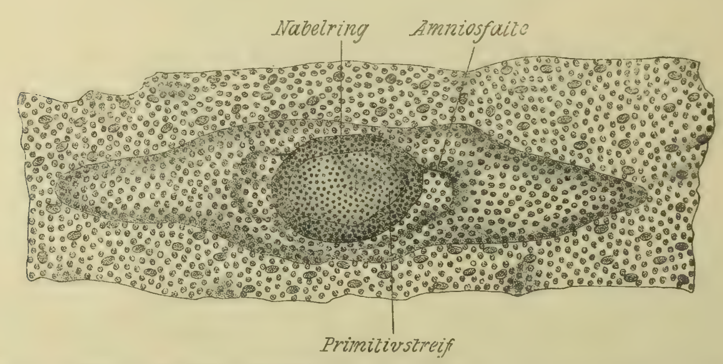


Fig. 23. Schild mit Primitivstreifen und Amniosfalte von einem etwas weiter entwickelten Schafei von 12 Tagen und $2^{1}/_{2}$ Stunden nach der Begattung. Vergr. $^{34}/_{1}$.

Nun wächst der Knoten allmählich als leistenartige Ectoblastverdickung unter fortschreitender Grössenzunahme des jetzt ovalen Schildes gegen dessen verjüngtes Ende (das spätere Schweifende) zu aus und veranlasst so eine auch äusserlich bemerkbare axiale Trübung im Schilde, den Primitivstreifen, während die auf der Knotenoberfläche sich einsenkende Primitivgrube sich ebenfalls in der Richtung des

Primitivstreifs verlängert und zu einer von zwei seitlichen Falten, den Primitivfalten, begrenzten Rinne, der Primitivrinne, wird.

Durch Theilung seiner Zellen, sowie durch fortgesetzte Mesoblastproduction von den Flanken des Primitivstreifs, vom Darmentoblastwall und der Darmentoblastoberfläche her, wird das ursprünglich ganz lockere nur aus vereinzelten Zellen oder Zellengruppen bestehende, zwischen den beiden primären Keimblättern gelegene Gewebe des Mittelkeims vermehrt und bildet schliesslich ein aus Spindel-, Keulen- und Sternzellen bestehendes Füll- und Stützgewebe, ein Mesenchym, welches nur an einem umschriebenen am breiten Pole des Schildes vor dem Primitivstreifen gelegenen Bezirke, dem mesoblastfreien Bezirke, fehlt.

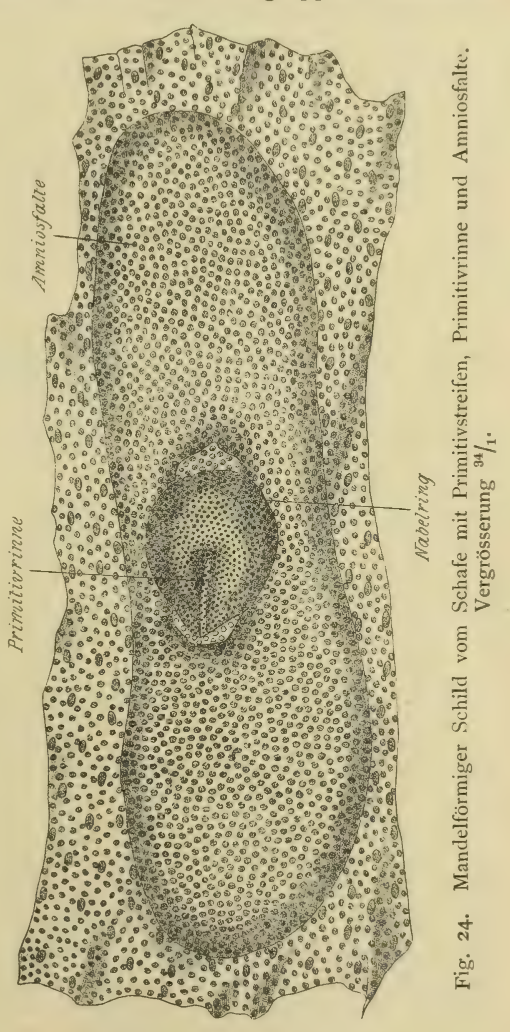


Fig. 24. Mandelförmiger Schild vom Schafe mit Primitivstreifen, Primitivrinne und Amniosfalte. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

Ueber die Entstehung des Mittelkeims bei den übrigen darauf untersuchten Säugethieren besteht noch vielfacher Widerspruch. Während die Einen den ganzen Mittelkeim z. B. beim Kaninchen nur vom Primitivstreifen ableiten, nehmen andere neben dieser Entstehungsweise auch noch eine Betheiligung des Entoblasts an seiner Entstehung (bei anderen Säugern) freilich in sehr verschiedener Ausdehnung an und nähern sich damit meinen Befunden am Schafe. Die verschiedenen Säugergruppen zeigen nicht unwesentliche Abweichungen bezüglich dieses Punktes von einander so gut, wie in so vielen anderen auch.

Auch die Bezeichnung »Mesenchym« wird nicht von allen Autoren im gleichen Sinne gebraucht. Manche verstehen darunter einen specifischen Bindesubstanz-Blutkeim, der die gesammten Bindesubstanzen im weitesten Sinne: Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein, ferner Endothel, Blut und Lymphzellen liefern soll und wegen seines Baues den epithelialen primären Keimschichten, sowie dem nach Meinung

Mancher vom Entoblast her aus bilateral symmetrischen Epitheldivertikeln entstandenen Mittelkeim gegenüber zu stellen sei, da er sich ja von vornherein auch durch sein räumlich scharf characterisirtes Auftreten (vom Darmentoblastwall her) den epithelialen Keimschichten gegenüber als etwas Selbstständiges erweise.

Nach meinen Erfahrungen am Schafembryo handelt es sich beim ersten Auftreten des Mesoblasts um ein durch Zellausschaltung von den beiden primären Keimblättern geliefertes zuerst aus vereinzelten Spindel- und Sternzellen bestehendes histologisch scharf characterisirtes Uebergangsgewebe, das nachträglich allerdings zum grossen Theil die Bindesubstanzen, zum Theil aber auch Epithelien (siehe Seite 33), sowie glatte und quergestreifte Musculatur liefert und das, wie sich noch zeigen wird, weder bezüglich des Ortes seiner Entstehung im Keime noch bezüglich der nachträglich aus ihm hervor-

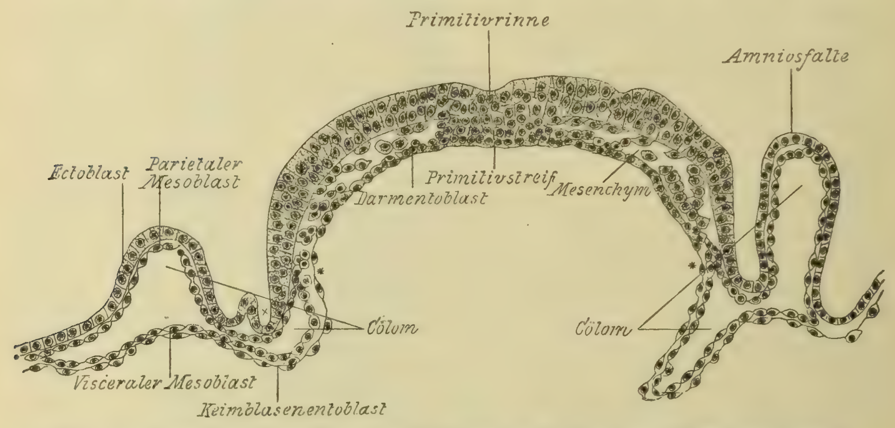


Fig. 25. Querschnitt durch den Schild eines $14^1/_2$ Tage alten Eies vom Schafe. Vergrösserung $^{132}/_1$.

gehenden Gewebe die eigenartige Sonderstellung beanspruchen darf, die ihm von manchen Seiten als »Bindesubstanz-Blutkeim« zuerkannt wird. Es giebt keinen specifischen Bindesubstanz-Blutkeim.

Da meiner Schilderung nach der Mittelkeim theils vom Entoblast, theils vom Ectoblast her producirt wird und Mesenchymban besitzt, während der als kielförmige Ectoblastverdickung auftretende Primitivstreif und der von ihm später cranialwärts auswachsende »Kopffortsatz« epithelialen Bau aufweisen, der Mittelkeim somit weder bezüglich seiner Herkunft noch bezüglich seines histologischen Aufbaues eine einheitliche Bildung ist, werden wir ihn nicht mit den primären Keimschichten als gleichwerthig betrachten, wie dies von anderen Autoren vielfach geschieht, sondern die Bezeichnung Mesoblast nur im topographischen Sinne gebrauchen.

Nach dem Auftreten des Primitivstreifs kann man am Embryonalschilde unterscheiden (s. Fig. 24):

1. das vor dem Primitivstreifen gelegene, stumpfe Kopfende,

2. das verjüngte vom Primitivstreifen durchzogene Caudalende,
3. die beiden rechts und links vom Primitivstreifen gelegenen Embryonalhälften,
4. die nun auch bei Oberflächenbetrachtung meist sehr deutliche Primitivrinne.

Der Embryo besitzt demnach jetzt bilateral symmetrische Form; seine freie Oberfläche entspricht der späteren Rückenfläche.

Die Umschlagsstellen des Schildes in die Keimblase beginnen sich nun ventral einzufalten und schnüren damit den Schild ziemlich stark von der Keimblase ab. Die durch diese Einschnürung entstandene rundliche Uebergangsstelle des Schildes in die Keimblase (in den Figuren 23 und 24 durch dunklere Schattirung markirt) heisst der Nabelring.

Der den Embryo umgebende Mesoblasthof hat sich inzwischen namentlich was seinen Längsdurchmesser betrifft, wesentlich vergrössert und beginnt sich wallartig rings um den Embryonalschild über das Niveau der Keimblase emporzuwölben (s. Fig. 23 u. 24).

Diese ganze, noch flache, den Embryo rings umgebende Falte muss von jetzt ab als Amniosfalte bezeichnet werden. Wie ist sie zu Stande gekommen und was bedeutet sie?

Während der Primitivstreifen an Länge zunimmt und schliesslich das verjüngte Ende des sich ebenfalls vergrössernden birnförmigen Schildes erreicht, treten im Mesenchym vor dem Kopf- und hinter dem Schweifende des Schildes Lücken auf. Diese confluiren und bilden so einen im Bereiche des Mesoblasthofs rings um den Embryo herum gelegenen Hohlraum, das Cölom (κοιλομα Höhle), welches somit nicht, wie man früher annahm, zuerst im Gebiete des Schildes als Embryonalcölom, sondern ausserhalb desselben, im Gebiete der Keimblase als Keimblasencölom oder exoembryonales Cölom sich anlegt.

Das Cölom spaltet das Mesenchym (siehe Fig. 25) in eine dorsale Platte oder den parietalen Mesoblast, die Grundlage der späteren Leibeswand und in den visceralen Mesoblast, oder die spätere Wand des Darmes und seiner Anhangsorgane. Parietaler Mesoblast + Ectoblast heisst nun Körperseitenplatte, visceraler Mesoblast + Entoblast Darmseitenplatte.

Das Dach des Keimblasencöloms wölbt sich mehr und mehr convex empor und bildet dadurch die (Fig. 23 und 24) sich wallartig um den Embryo erhebende Amniosfalte. Sie besteht, wie Querschnitte zeigen, aus dem Ectoblast der Keimblase und dem einschichtigen parietalen Mesoblast, während der Boden des Cöloms vom einschichtigen visceralen Mesoblast gebildet wird, unter welchem von *—* ab Keimblasenentoblast liegt, der jetzt, nachdem der Darmentoblastwall verstrichen und nicht mehr deutlich ist, ohne scharfe Grenze in den medial von *—* gelegenen Darmentoblast übergeht.

Die embryonalwärts gelegene Wand des Cöloms wird von dem Mesenchym unter dem Schild, der periphere Abschluss des Cöloms

wird durch Verbindung von parietalem und visceralem Mesoblast hergestellt (Fig. 25).

Während nun die Amniosfalte unter zunehmender Geräumigkeit des Cöloms über den Rücken des Embryo emporwächst und denselben einzuhüllen beginnt, wird der Nabelring von dem Kopf- und Schweifende des Schildes überragt und beide markiren sich dadurch allmählich als selbstständigere Körperregionen.

Würde man den Schild am Nabelring von der Keimblase abschneiden und von seiner unteren Fläche her durch den Nabelring (Fig. 28) mit einer Sonde nach vorne gehen, so käme man in eine

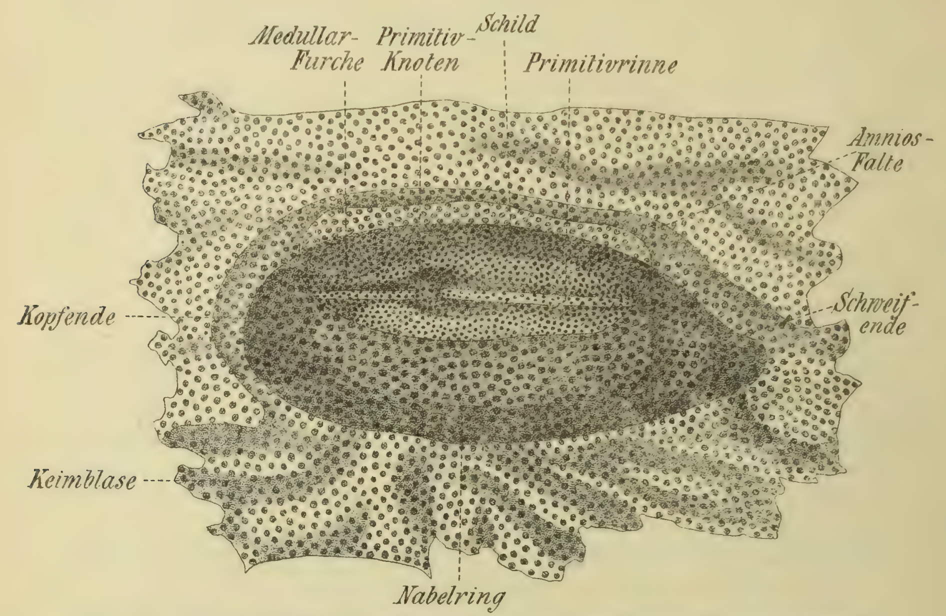


Fig. 26. Embryonalschild vom Schafe mit wohl entwickelter Amniosfalte vom 15. Tage nach der Begattung. Vergrösserung ca. $^{34}/_{1}$.

blind geschlossene, noch seichte im Kopfende gelegene Tasche, die vordere Darmbucht und in eine ebensolche am hinteren Leibesende, die hintere Darmbucht. Der Zugang zu diesen Buchten wird vordere resp. hintere Darmpforte genannt, die von den Buchten umschlossenen Räume heissen auch vordere und hintere Darmhöhle (Fig. 27). Der noch rinnenförmige, mit der Keimblasenhöhle communicirende Theil der Darmanlage heisst wegen seiner Rinnenform Darmrinne.

Die embryonalwärts gelegene Cölomgrenze fällt noch mit dem ventralwärts eingerollten Schildrande zusammen und ist in nachstehender Figur 28 *A* und *B*, in welcher der Embryo von der Keimblase abgeschnitten gezeichnet ist, durch eine punktirte Linie markirt, an der man eine die vordere Darmpforte umkreisende craniale Cölomnische

und eine von der Bauchfläche des Embryo über das Caudalende weg (s. Fig. 28 *B*) auf die Rückenfläche verlaufende caudale Cölomnische unterscheiden kann. Beide stehen rechts und links durch die laterale Cölomnische mit einander in Verbindung.

Proximalwärts von der im Ganzen etwa ovalen Cölomnische geht die Amniosfalte in das Mesenchym und den Ectoblast des Schildes über. Diese Stelle heisst Amnioswurzel (vgl. Fig. 27).

Proximal von der Cölomnische hängt der viscerale Mesoblast mit dem Mesenchym unter dem Schilde und der Keimblasenentoblast mit dem Darmentoblast zusammen. Der ursprünglich einheitliche Nabelring ist somit durch das Cölom in zwei concentrisch in einander

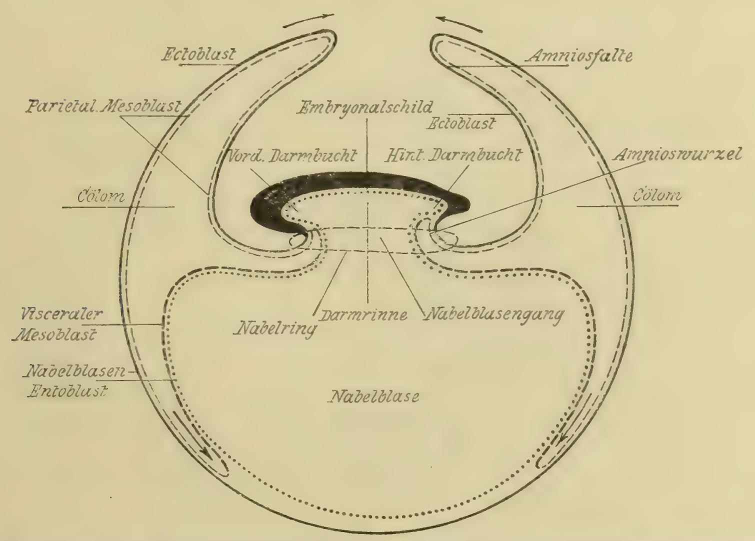


Fig. 27. Schema der Amniosbildung bei Säugethieren. Längsschnitt durch einen Schild von einem Entwicklungsstadium wie der in Fig. 26 abgebildete.

steckende Portionen zerlegt worden, in die äussere oder Amnioswurzel oder den späteren Leibesnabel und die innere oder den späteren Darmnabel (s. Fig. 27).

Die periphere Cölomgrenze rückt continuirlich über die Keimblase weiter gegen den Gegenpol zu und hat bei kugeligen Eiern (Pferd, Raubthiere, Nager) eine kreisrunde, bei spindelförmigen (Wiederkäuer, Schwein) eine längliche Form (s. Fig. 23 u. 24).

Das Cölom gewinnt dadurch an Geräumigkeit und Ausdehnung; seine peripheren aus der Vereinigung des parietalen und visceralen Mesoblasts bestehenden Begrenzungen müssen dem Gegenpol immer näher rücken und können schliesslich auf einander treffen. Es verlöthen nun die einander zugekehrten Mesoblastschichten vorübergehend mit einander und unter nachträglicher Lösung der Verlöthung verschmelzen dann die gleichwerthigen Mesoblastschichten dauernd mit einander. Fig. 29.

Eine Ausnahme von diesen Verhältnissen machen die Eier des Pferdes, der Raubthiere und des Kaninchens, deren periphere Cölomgrenze in wechselnder Entfernung von dem Gegenpol halt macht (siehe Eihäute des Pferdes, der Raubthiere und des Kaninchens).

Bei den Artyodactylen ist somit jetzt das Cölom ein rings um den Embryo herum vom Embryonalrand bis zum Gegenpol reichender Hohlraum (s. Fig. 29) und hat einen am Darmnabel mit dem Darm des Embryo zusammenhängenden, aus visceralem Mesoblast und dem ursprünglichen Keimblasenentoblast bestehenden, bei kugeligen Eiern ebenfalls kugeligen, bei spindelförmigen ebenfalls spindelförmigen Sack von einer äusseren durch die Amniosfalte gebildeten und aus parietalem Mesoblast und Keimblasenectoblast bestehenden Hülle abgespalten.

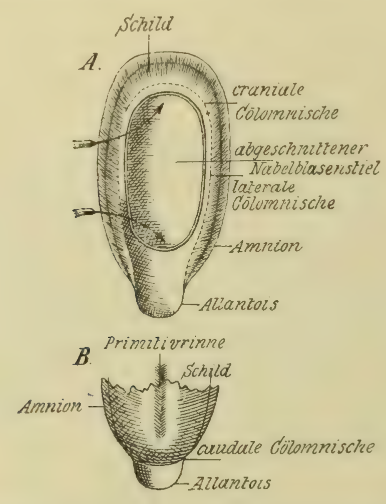


Fig. 28. Embryonalschild der Fig. 26 von der Keimblase abgetragen. *A* Bauchseite, *B* Rückenfläche; halbschematisch.

Der erstere, der D o t t e r s a c k, enthält bei meroblastischen Eiern den Nahrungsdotter und ist somit eigentlich nichts anderes als ein mit Nährmaterial erfülltes ausserhalb des Embryo gelegenes Darmdivertikel. Bei den Säugethieren umschliesst er nur bei den niedersten Formen (dem Ameisenigel und dem Schnabelthier) Nahrungsdotter, an dessen Stelle bei den holoblastischen Säugethiereiern die schon erwähnte, die Keimblasenhöhle erfüllende eiweissreiche Absonderung der Uterinschleimhaut tritt. Man kann in diesem Falle also streng genommen nicht von einem »Dottersacke« reden und spricht dann, mit Rücksicht auf die anatomischen Beziehungen des ganzen bei den verschiedenen Typen sich sehr verschieden verhaltenden Organes zum Nabel, von einer N a b e l b l a s e, die sich bei der Mehrzahl der Säugethierordnungen mehr oder weniger rasch zurückbildet und nur ein ziemlich bedeutungsloses Erbstück darstellt, das bei älteren Stammformen mit wichtigen Functionen betraut, durch die

intrautuine Entwicklung des Eies überflüssig und functionslos geworden ist. Die Verbindung des Dottersacks oder der Nabelblase mit der Darmrinne verlängert sich sehr bald zu einem hohlen Stiel (s. Fig. 29) und heisst dann Dottersack- oder Nabelblasenstiel. Die in demselben gelegene, die Dottersackhöhle mit der Darmhöhle in Verbindung setzende Lichtung wird als Dottersack- oder Nabelblasengang bezeichnet (siehe auch Fig. 34).

Die äussere nach Verwachsung des ringförmigen Amniosfaltenscheitels ebenfalls völlig geschlossene Hülle, wegen ihres einer Serosa ähnlichen Baues seröse Hülle von den Autoren genannt, habe ich im Hinblick auf ihre stets von der Amniosbildung abhängige Entstehung

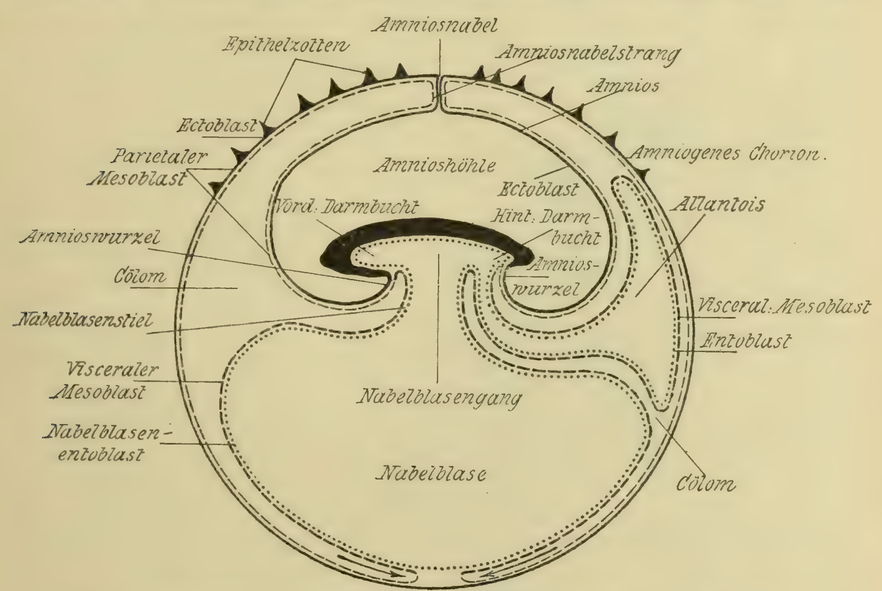


Fig. 29. Schema zur Bildung des Cöloms und Amnions bei den Säugethieren. Medianschnitt durch den Embryonalschild und das Ei.

und auf die Uebung, die jeweilige äussere die Eiwand bildende Haut »Chorion«[1]) zu nennen, amniogenes Chorion getauft.

Während des peripheren Weitergreifens des Cöloms nähern sich nämlich die Scheitel der Amniosfalte mehr und mehr und die in Fig. 26 noch weite Lücke, durch welche man auf die Rückenfläche des Embryo sehen konnte, wird dadurch zu einem ganz kleinen kreisrunden Loche, dem Amniosnabel, verengt (Fig. 27 u. 29). Durch dasselbe könnte man mit einer feinen Borste in die zwischen Embryo und der ihm zugekehrten Fläche der Amniosfalte gelegene Höhle, die Amnioshöhle, gelangen, welche durch die endliche Verwachsung der Amniosfaltenränder im Amniosnabel völlig abgeschlossen wird. Nun ist also der

1) Chorion = Lederhaut, eine schon über 1000 Jahre alte Bezeichnung für die äusserste Eihaut.

Embryo von einer Haut, dem Amnios oder der Schafhaut (die Bezeichnung gilt für alle Säugethiere, nicht nur für das Schaf, bei dessen Embryonen sie zuerst gesehen worden ist) umhüllt, welche an der Amnioswurzel mit dem Leibesnabel, am Amniosnabel aber durch einen bei den verschiedenen Species sehr wechselnd langen, aus dem Faltenscheitel sich bildenden Strang, dem Amniosnabelstrang (Fig. 29 u. 34), vorübergehend auch mit dem amniogenen Chorion zusammenhängt. Eine sehr bald die Amnioshöhle erfüllende und rasch an Masse zunehmende Flüssigkeit, die Amniosflüssigkeit, bläht das Amnion und hebt es mehr und mehr vom Embryo ab.

Fig. 30. Querschnitt durch das craniale Ende des Schildes von Fig. 26. Vergrösserung $^{125}/_{1}$.

Durch den bei den Wiederkäuern wesentlich früher als bei den Raubthieren und dem Pferde bei noch sehr weitem Leibesnabel eintretenden Amniosverschluss und die nachfolgende Ausscheidung von Amniosflüssigkeit kann es zu abnormem Zug in dorsaler Richtung an der Amnioswurzel kommen, dessen Folgen in der Unmöglichkeit des Verschlusses des Leibesnabels und ventraler Vorstülpung der Rückenwand des Embryo durch den Nabel bestehen. Es kommt so eine Art Umkrempelung des Embryo zu Stande, dessen Haut von den dorsalwärts aufgebogenen Körperseitenplatten umhüllt wird, während seine Eingeweide durch eine weite Bauchspalte vorfallen und frei zu Tage liegen, eine Missbildung, die als Schizosoma reflexum, namentlich vom Rinde, aber auch, wenngleich seltener von Ziegen und Schafen bekannt ist.

Die Art und Weise, wie das lediglich als eine Fortsetzung der embryonalen Leibeswand aufzufassende Amnion und das amniogene Charion entstehen, machen es begreiflich, dass beide aus demselben Material, aber mit umgekehrter Lagerung ihrer respectiven Wandungen (beim Amnion parietaler Mesoblast nach aussen, dessen Ectoblast-

tapete nach innen; beim amniogenen Chorion dagegen Mesoblast nach innen, Ectoblast nach aussen) bestehen müssen. (Vergleiche die Figuren 27 und 29.)

An Stelle der ringförmigen Amniosfalte der Wiederkäuer und des Schweines legt sich bei den Nagethieren, den Fleischfressern und dem Pferde zuerst eine bogenförmig den Kopf und dann eine ebenso das Schwanzende des Embryos einhüllende Falte, die Kopf- und Schwanzkappe des Amnios an. In der Kopfkappe fehlt beim Kaninchen und Fleischfresser in bestimmter Ausdehnung eine Zeit lang der Mesoblast. Diese Stelle, an welcher vorübergehend Ectoblast und Entoblast an einander grenzen, heisst Proamnion. Kopf- und Schwanzkappe treten später durch eine rechte und linke Seitenkappe oder Seitenfalte in Verbindung. Der Verschluss des Amnion erfolgt bei diesen Thieren viel später als bei den Artiodactylen und vollzieht sich in Form einer mehr linearen Verwachsung der Faltenscheitel, ohne dass es zur Ausbildung eines Amniosnabelstrangs kommt.

Nur die Embryonen der höheren luftlebenden Wirbelthiere (der Reptilien, Vögel und Säugethiere) sind durch die Entwickelung eines Amnions und damit auch eines amniogenen Chorions ausgezeichnet. Sie werden deshalb als Amnioten oder Amnionthiere den amnionlosen Thieren oder Anamnien gegenübergestellt.

Der Verschluss des Amniosnabels findet meist viel früher als die völlige Abspaltung des amniogenen Chorions vom Dottersacke — falls eine solche überhaupt in vollkommener Weise eintritt — statt. Im Interesse klarer Schilderung ist diese zeitliche Differenz nicht berücksichtigt worden.

In diese frühe Zeit, beim Schafe, den 15. Tag nach der Begattung, fällt auch die erste Anlage der Gefässe, die somit, da von einer Herzanlage um diese Zeit noch jede Spur fehlt, unabhängig vom Herzen und zeitlich vor ihm entstehen.

Die ersten Gefässanlagen findet man auf der Nabelblase ausserhalb des Embryo. Es biegen sich hier die Zellen des visceralen Mesoblasts, nachdem sie vorher durch feine Sprossen mit dem Keimblasenentoblast sich verlöthet hatten, rinnenförmig ein und bilden so ein dem Entoblast aufliegendes Röhrensystem, das sich distal allmählich über die Nabelblase ausbreitet, embryonalwärts aber den Bereich des Leibesnabels einstweilen noch nicht überschreitet. Im Embryo selbst ist also um diese Zeit noch keine Spur von Gefässbildung zu finden. Auch das Blut entsteht erst viel später (Schaf), die Gefässe enthalten zunächst nur eine seröse Flüssigkeit und können als vasa serosa bezeichnet werden. (Fig. 30.)

Auch auf dem Amnion findet man im parietalen Mesoblast solche Gefässanlagen (Fig. 30); sie bilden sich aber ohne in wirkliche Blutgefässe übergeführt zu werden bald wieder zurück.

Wenn der Embryonalschild auf 1 *mm* Länge herangewachsen ist, hat der Primitivstreif in demselben seine grösste relative Länge erreicht und sein craniales Ende ist dann immer deutlich knotenförmig auf-

getrieben (Fig. 26). Diese Verdickung entspricht dem allmählich vergrösserten Primitivknoten, von dem aus der Primitivstreif in caudaler Richtung ausgewachsen ist.

Die Knotenoberfläche wird nun von dem cranialen Primitivrinnenende tief und blindsackförmig eingebuchtet (Fig. 31 *B*); in caudaler Richtung dagegen verflacht sich die Primitivrinne und verliert sich gegen das Caudalende des Primitivstreifs zu völlig.

Querschnitte durch die Region vor dem Primitivstreifen zeigen, dass schon in sehr früher Zeit, noch ehe der Primitivstreif seine grösste Länge erreicht hat, vom cranialen Knoten desselben ein epithelialer Zellstrang kopfwärts in den mesoblastfreien Bezirk zwischen Ectoblast und Entoblast einwächst, der Kopffortsatz des Primitivstreifs, welcher sich bis in die Nähe des cranialen Schildrandes vorschiebt und

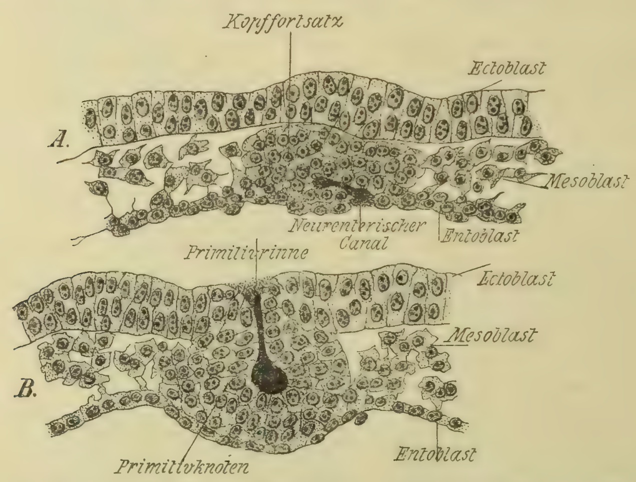


Fig. 31. *A* Querschnitt durch den Kopffortsatz, *B* Querschnitt durch den Primitivknoten des in Fig. 26 abgebildeten Schildes. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

hier mit dem Darmentoblast und dem Mesenchym an seinen Flanken verlöthet (Fig. 30 *A*).

Ein Theil der Autoren sieht in Querschnittsbildern durch das craniale Ende des Embryonalschildes (siehe Fig. 30) in Gestalt der mit dem Chordaentoblast rechts und links zusammenhängenden Mesenchymflügel eine Mesoblastbildung durch rechts und links neben dem »Chordaentoblast« auftretende Divertikel des Darmentoblasts, wie eine solche bei gewissen niederen Wirbelthieren zweifellos vorkommt. Da aber Mesenchym längst gebildet ist, ehe die fragliche, übrigens bei allen von mir untersuchten Säugern nur ganz kurze und jeder Spur einer Lichtung entbehrende Strecke auftritt, unter welcher ich den Darmentoblast stets geschlossen finde, kann die ganze Strecke für die Mesoblastbildung nur nebensächlich sein und, wenn sich ihre Deutung als Darmdivertikel bewahrheitet, als eine Reminiscenz an die Mesoblastbildung aus Darmdivertikeln niederer Wirbelthiere nur vergleichend embryologisches Interesse beanspruchen.

In dem Kopffortsatze entsteht ein Canal, der sich mit dem in den Knoten einspringenden cranialen Ende der Primitivrinne in Communication setzt und sich ventralwärts unter seitlichem Zurückweichen des unter ihm gelegenen Darmentoblasts eröffnet. Dadurch communicirt das Cranialende der Primitivrinne mit dem Inneren der Keimblasenhöhle, speciell mit der vom Darmentoblast ausgekleideten flachrinnenförmigen Anlage des Darmes (Fig. 31 *A* u. *B*). Da, wenigstens bei niederen Wirbelthieren, das dorsale im Kopfknoten gelegene Ende des Canals durch später zu besprechende Vorgänge in das Medullarrohr oder die Anlage des Rückenmarkes einbezogen wird und somit der Canal die Lichtung des Medullarrohrs mit der Lichtung des inzwischen röhrenförmig gewordenen Darmes verbindet, ist derselbe neurenterischer Canal (*νευρον* Mark, Rückenmark, *εντερον* Darm) genannt worden.

Der neurenterische Canal legt sich bei vielen Säugethieren nur rudimentär an und verschwindet meist nach kurzem Bestande wieder. Er ist als eine von gewissen Entwickelungsstadien niederer Wirbelthiere her mit grosser Zähigkeit vererbte Bildung von Interesse aber functionslos.

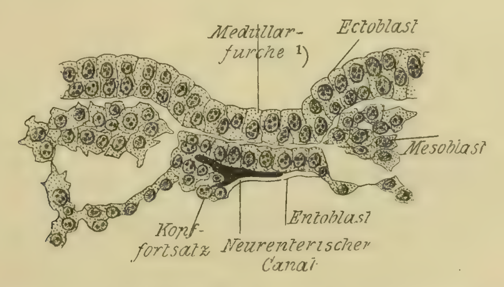


Fig. 32. Querschnitt durch den Kopffortsatz und die Rückenfurche des in Fig. 26 abgebildeten Schildes. Vergrösserung $^{310}/_{1}$. Der verdünnte Entoblast unter dem neurenterisehen Canal ist in Reduction begriffen.

Es sei noch erwähnt, dass während all dieser Vorgänge auf der Rückenfläche des Embryonalschildes in dem vor dem Knoten gelegenen Bereiche eine erst sehr flache, bald aber sich vertiefende mediane Längsrinne (Fig. 26 in Flächenansicht, Fig. 32 im Querschnitt), die Rückenfurche auftritt, welche sich bald in die erste Anlage des Centralnervensystems in die Neural — oder Medullarfurche (Fig. 37) umwandelt. Im Bereiche dieser Furche nehmen nämlich die Ectoblastzellen sehr bald schlanke Cylinderformen an und bilden dadurch eine verdickte Platte, die Medullarplatte, welche sich von den flacheren an ihren Seiten gelegenen Ectoblastzellen im Querschnitt scharf abgrenzt. Letztere liefern die Epidermis mit ihren Anhängen und werden jetzt als Hornblatt bezeichnet (Fig. 37). Von dem unter ihr liegenden Kopffortsatze ist die Medullarplatte resp. Furche stets deutlich abgegrenzt (siehe Figg. 37, 41, 42, 43).

---

1) Statt »Medullar«furche lies: »Rücken«furche.

VI. Kapitel: Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Anlage der Extremitätenstummeln.

Die sich in rascher Folge am embryonalen Körper abspielenden Gliederungsprocesse führen mit gleichzeitiger Grössenzunahme desselben in verhältnissmässig kurzer Zeit zur Anlage fast aller Organe und Systeme

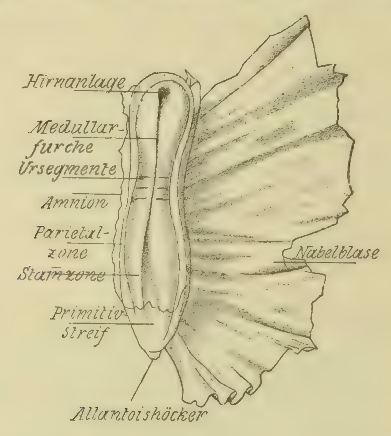


Fig. 33. Embryo vom Schafe von 14 Tagen $22^1/_2$ Stunden nach der Begattung mit 2 Paar Ursegmenten. Vergrösserung $^{12}/_1$. Rückenansicht. Das Amnion ist über dem Rücken des Embryos entfernt.

und zur Ausbildung der für die Embryonen der einzelnen Typen charakteristischen Gestalt. Der Embryo behält zunächst noch seine gestreckte Form bei, wächst aber namentlich in seinem Kopfgebiete stark in die

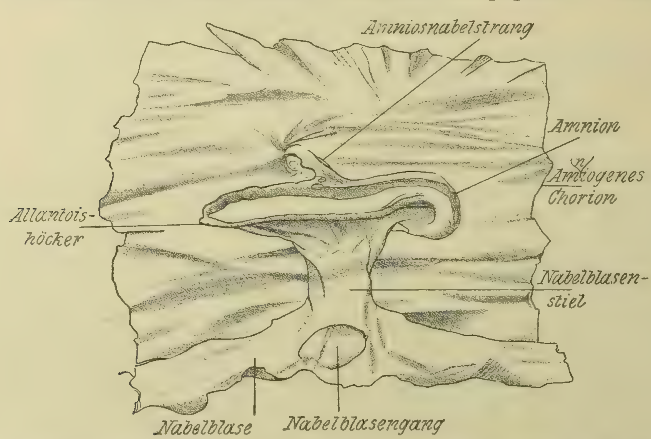


Fig. 34. Embryo des Schafes von 16 Tagen 6 Stunden nach der Begattung mit 5 Paar Ursegmenten. Vergrösserung $^{12}/_1$. Seitenansicht.

Länge und schnürt sich etwa in der Mitte seiner Länge seitlich etwas ein. Er geht somit aus der »Schildform« in die »Schuhsohlenform« über, bleibt aber bei Seitenansicht noch sehr flach, kaum $^1/_2$ *mm* hoch (siehe Fig. 33 und 34). Seine Länge beträgt mit den in Frage kommenden Entwicklungsstadien beim Schafe etwa 3—6 *mm*.

Die embryonale Rückenfläche lässt nun eine scharfe Sonderung in zwei Zonen erkennen, deren innere als schwache Verdickung die Rückenfurche und den Primitivstreifen umgibt und als Grundlage des eigentlichen Stammes (des Rückens, Nackens und Scheitels) Stammzone heisst. Sie wird von der schmäleren peripher in die Amnionswurzel übergehenden Zone, der Grundlage des späteren Gesichtes, der ventralen Hals-, Brust- und Bauchwand, sowie der Parietalzone umrahmt (siehe Fig. 33). Die Sonderung in diese beiden Zonen ist durch Wachsthumsvorgänge im Mesoblast bedingt, der sich in der Umgebung der Medullarfurche verdickt, im Bereiche der Parietalzone dagegen dünn bleibt (siehe Fig. 44). Am Kopfende verdickt sich die Stammzone im queren und dorsoventralen Durchmesser sehr bald zu einer charakteristischen, kochlöffelförmigen Verbreiterung (Fig. 33, 35 u. 58). Am kegelförmig verjüngten Caudalende des Embryo ist die stricte Scheidung beider Zonen durch die flache caudale Cölomnische etwas

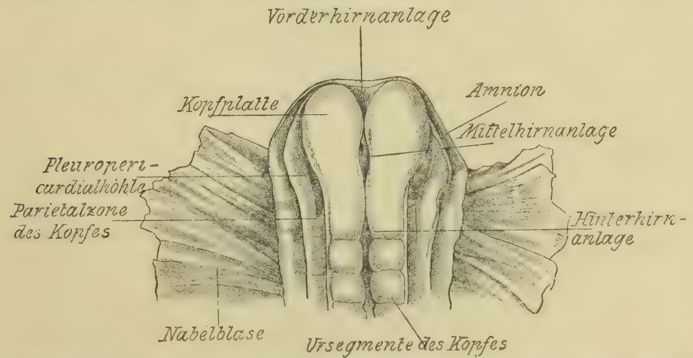


Fig. 35. Kopfende eines 16 Tage und 6 Stunden alten Schafembryos mit 5 Paar Ursegmenten. Vergrösserung $^{24}/_{1}$.

verwischt. Die proximale Cölomgrenze fällt noch, wie im vorigen Kapitel beschrieben, mit dem Embryonalrande zusammen. Der Leibesnabel klafft bei den Hufthieren in diesem Stadium beträchtlich weiter als bei den Raubthieren. Der Darmnabel hat sich bei ersteren dagegen mehr verengt als bei letzteren und hängt (Fig 34) durch einen wohl entwickelten Nabelblasenstiel mit der Nabelblase zusammen.

Die Medullarfurche (Fig. 33) nimmt nun zuerst in cranialer Richtung rasch an Länge und Tiefe zu und läuft da in eine kleine trichterförmige Erweiterung, die Hirnanlage, aus, deren vorderster Rand allmählich das craniale Ende der Stammzone erreicht und dann mit letzterer den das Kopfende umrahmenden Theil der Parietalzone nach vorne überwächst. Ebenso verlängert sich die Medullarfurche caudalwärts unter entsprechender Längenzunahme des Embryo, während der Primitivstreifen unter Reduction seines Kopfknotens sich verkürzt und die Primitivrinne unter gleichzeitiger Verkürzung allmählich in den Boden der Medullarfurche einbezogen wird. Das Caudalende der Medullarfurche ist dabei durch Auseinanderweichen und Abflachung der Medullar-

wülste verflacht (Fig. 59). Schliesslich erhält sich der Primitivstreifen nur als ein kurzer knotenförmiger, das Caudalende der Stammzone bildender Wulst (Fig. 36), als der Caudalknoten oder Endwulst, noch längere Zeit und wird für die Ausbildung des Schweifes von Bedeutung.

Das hintere Ende der Medullarrinne zeigt demnach noch primitivere Verhältnisse, während das craniale trichterförmige Ende derselben sich sehr bald in drei bei den Wiederkäuern sehr unbedeutende, bei den Raubthieren besser ausgebildete hintereinander gelegene Ausbuchtungen gliedert, die erste Anlage des Gehirnes oder die Vorder-, Mittel- und Hinterhirn-Ausbuchtung (Fig 35).

Während ihrer Ausbildung hat der craniale Rand der Stammzone die Parietalzone noch nach vorne überwachsen und überragt dieselbe schon um ein merkliches Stück.

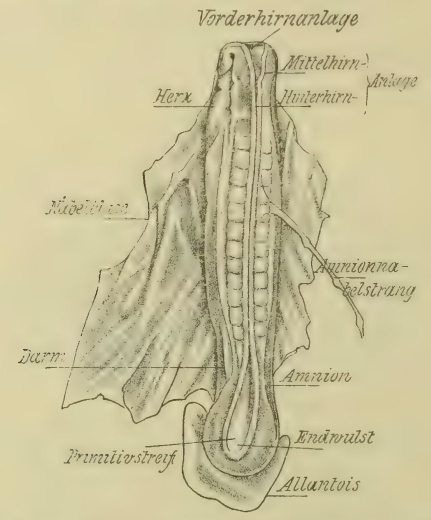


Fig. 36. Schafembryo von 16 Tagen und 20 Stunden nach der Begattung. Vergrösserung $^{12}/_{1}$.

Diese ganze rinnenförmige Anlage des Centralnervensystems wird dann dadurch, dass sich die Scheitel der Medullarwülste in dorsaler Richtung einander entgegenwachsen und schliesslich in einer sagittalen Verschlussnaht miteinander verlöthen, in eine Röhre, das Medullarrohr, umgewandelt (siehe Figuren 37, 38, 39, 40). Die Stelle, an welcher die Verwachsung der Medullarwülste beginnt, finde ich bei den einzelnen Hausthiergruppen schwankend; im Allgemeinen darf das Gebiet der Mittelhirnanlage als die Stelle, an welcher der Verschluss beginnt, bezeichnet werden. Von hier aus greift die Verwachsung kopf- und schweifwärts weiter, um schliesslich auch die noch einige Zeit am Kopf- und Schweifende bestehenden schlitzförmigen Reste der Furche in Röhrenform überzuführen.

Durch diese Verwachsung der Medullarwülste sind natürlich auch die Hirnausbuchtungen in Bläschenform, in die drei primitiven Hirnbläschen, übergeführt worden.

Die Umwandlung der Medullarfurche in ein geschlossenes Rohr führt gleichzeitig, wie aus den nachstehenden Figuren 37—40 ersichtlich, zur Verlagerung der ursprünglich oberflächlichen Anlage des Centralnervensystems in die Tiefe des Körpers.

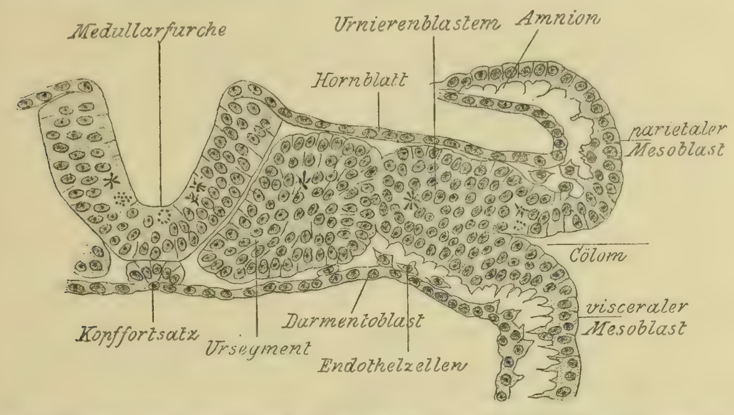


Fig. 37. Querschnitt durch einen Schafembryo von $16^1/_2$ Tagen mit 6 Paar Ursegmenten. Ende des 6. Segmentes. Vergrösserung $^{210}/_1$.

Das im Verschluss begriffene mehrschichtige Epithelrohr hängt nämlich nur noch durch eine sagittale Naht mit dem dasselbe überziehenden einschichtigen Hornblatt vorübergehend zusammen. Aus der die Uebergangsstelle der Medullarfurche in das Hornblatt bewerkstelligen-

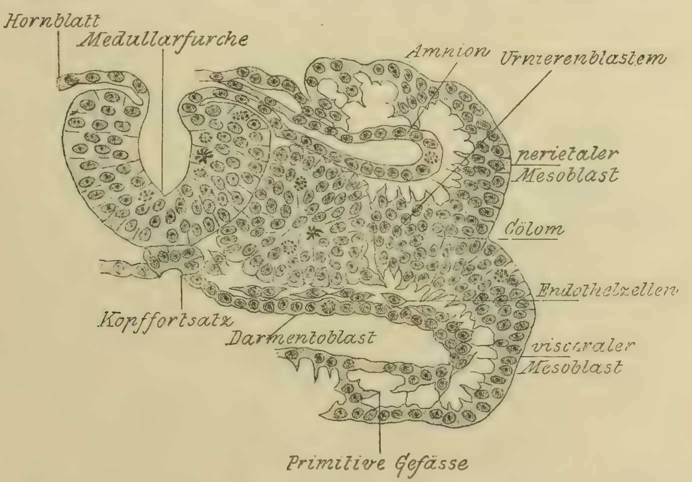


Fig. 38. Querschnitt durch die Mitte des 5. Segmentpaares eines Schafembryo von 15 Tagen $7^1/_2$ Stunden mit 7 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{210}/_1$.

den Verwachsungsnaht wuchert nach rechts und links je eine zweischichtige Zellfalte aus, die Ganglienleiste (Fig. 53) oder die erste Anlage der Spinalganglien und des peripheren Nervensystems. Von der Ganglienleiste löst sich das Hornblatt durch einen ähnlichen Pro-

cess, wie wir ihn beim Amniosverschluss kennen gelernt haben, los, und die Ganglienleiste rückt mit dem Medullarrohr in die Tiefe des Körpers.

Gleichzeitig mit der ersten Anlage der Medullarfurche führen sehr

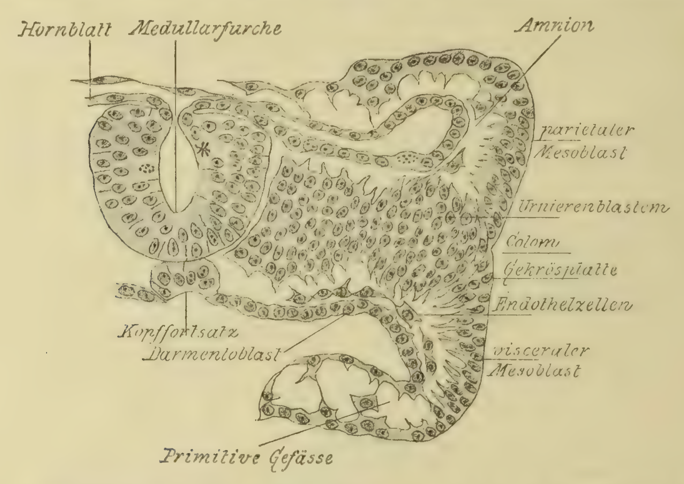


Fig. 39. Querschnitt durch das 6. Segmentpaar des in Fig. 38 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

complicirte Vorgänge zur ersten Anlage eines Axenskeletes, in Gestalt der bei den Säugethieren im Vergleich zu niederen Wirbelthieren freilich



Fig. 40. Quershhnitt durch das 8. Segment eines 16 Tage alten Embryos mit 10 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

nur sehr schwachen Rückensaite oder der Chorda dorsalis, des Stammwappens sämmtlicher Wirbelthiere.

Die durch die ventrale schlitzförmige Eröffnung des Kopffortsatzes

entstandene und mit ihren Rändern mit dem Darmentoblast zusammenhängende Kopffortsatzrinne (Fig. 31 *A*) wird nämlich, unter steter Abflachung zur Chordaplatte, dem Darmentoblast so innig einverleibt, dass man sie an Stellen, an welchen sie früher deutlich war, vielfach gar nicht mehr als selbstständige Bildung wiederfinden kann (s. Fig. 41, 42, 43). Erst nach dieser vollkommenen Einlagerung des Kopffortsatzes beginnt etwa von der Mitte aus, schweifwärts eine Abschnürung desselben, die zur Bildung eines sehr dünnen, nur aus 4—6 Zellen (Schaf) bestehenden und vielfach in seiner Axe noch die abgeschnürte Lichtung enthaltenden cylindrischen Stranges, genannt die Rückensaite oder Chorda dorsalis, führt, unter welcher sich der Darmentoblast nachträglich wieder schliesst (Fig. 53). Es wird nur das Dach des früheren Kopffortsatzcanals zur Chordabildung verwendet, während seine Seitenwände dem Darmentoblast einverleibt werden, ein Vorgang, über dessen Bedeutung die Meinungen noch getheilt sind.

Soweit die Chorda aus dem Kopffortsatz hervorgegangen ist, spricht man von einem Kopffortsatztheil derselben. Caudalwärts greift die Chordabildung zuerst in den cranialen Knoten des Primitivstreifs und später in den Primitivstreifen selbst dadurch über, dass sich aus der Achse beider ein ziemlich dicker cylindrischer Strang abgliedert, der Primitivstreifentheil der Chorda (s. Fig. 71). Parallel der Chordabildung aus dem Primitivstreifen muss also der letztere immer kürzer werden, und schliesslich wird das caudale Ende der Chorda auf dem als Rest des Primitivstreifs längere Zeit bestehenden Endwulst fussen müssen. Dieser Theil der Chorda war und wird nie canalisirt und ist und bleibt natürlich auch von vornherein vom Darmentoblast unterwachsen. Ganz vorne betheiligt sich wahrscheinlich noch eine axiale Abschnürung des Entoblasts, welche mit dem vorderen Kopffortsatzende verschmilzt, an der Chordabildung. Dieser Theil heisst Chordaentoblast (Fig. 30); er erscheint anfänglich als Platte, die später rinnenförmig abgeschnürt und dem cranialen Ende des Kopffortsatzes resp. der Chorda angefügt wird.

Vom Boden der Medullarfurche, resp. des Medullarrohrs ist die Chorda stets scharf getrennt. Ihre Flanken können im Kopffortsatztheil vorübergehend mit dem Mesenchym verwachsen, niemals aber handelt es sich meiner Erfahrung nach um eine Mesenchymproduction von Seite des Kopffortsatzes oder der Chorda. So finde ich es wenigstens beim Schafe. Bei anderen Thieren, z. B. beim Kaninchen, sollen auch die Flanken des Kopffortsatzes Mesenchym produciren.

Unter beträchtlicher Verjüngung ihres anfänglich dicken Primitivstreifentheils wächst die Chorda mit dem Embryo in die Länge und durchzieht denselben, wie hier vorgreifend bemerkt werden mag, schliesslich vom Kopfe bis in die Schweifspitze.

Unserer bisherigen Schilderung nach ist bis jetzt im Embryonalkörper noch keiner Spur des für den Organismus eines Wirbelthiers so characteristischen in metamere Segmente gegliederten Endoskelets Erwähnung gethan worden. Es ist jetzt Zeit, darauf hinzuweisen, dass während der Ausbildung der Medullarfurche und der Rückensaite, gleich

nachdem der Embryo schuhsohlenförmig geworden ist und sich in ihm die Sonderung in Stamm- und Parietalzone vollzogen hat, auch die erste Segmentirung des Rumpfes einsetzt, deren Producte, die Ursegmente, aber zunächst weniger für die Anlage des Axenskelets als für die Anlage der Musculatur von hoher Bedeutung sind.

Kurz vor dem Auftreten der Ursegmente besteht der Mesoblast im Schilde aus locker gefügtem, mit den Flanken des Primitivstreifs zusammenhängendem und im Bereiche der Stammzone etwas verdicktem Mesenchym. Nur in diesem im Bereiche der Stammzone gelegenen Mesenchym, der sogenannten Ursegmentplatte, setzt die Segmentirung ein.

Fig. 41. Querschnitt vor dem ersten Segmentpaar durch einen Schafembryo auf der Entwicklungsstufe wie der in Fig. 58 abgebildete. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

Vor dem Kopfknoten des Primitivstreifs ist das Mesenchym durch den epithelialen Kopffortsatz oder nach Bildung der Chorda durch diese in sagittaler Richtung halbirt. Da fast gleichzeitig mit der dicht vor dem Kopfknoten des Primitivstreifs beginnenden Segmentirung des Embryo auch die Cölombildung im Embryo selbst oder die Bildung seiner Leibeshöhle platzgreift, ist dieser wichtige Vorgang hier ebenfalls gleich zu berücksichtigen. Die Anlage der Ursegmente leitet sich durch eine bilateral symmetrisch auftretende Abgrenzung je einer würfelförmigen Mesenchymmasse ein, die zuerst rechts und links an der schmalsten Stelle des Embryo auffällt. Dann entstehen zuerst vor, dann hinter dem ersten Segmentpaar (Figg. 33 u. 36) weitere Segmentpaare. Die Segmentirung

reicht jedoch am Kopftheile niemals über das später auftretende Gehörgrübchen (siehe Fig. 60) nach vorne hinaus. Die Thatsache, dass

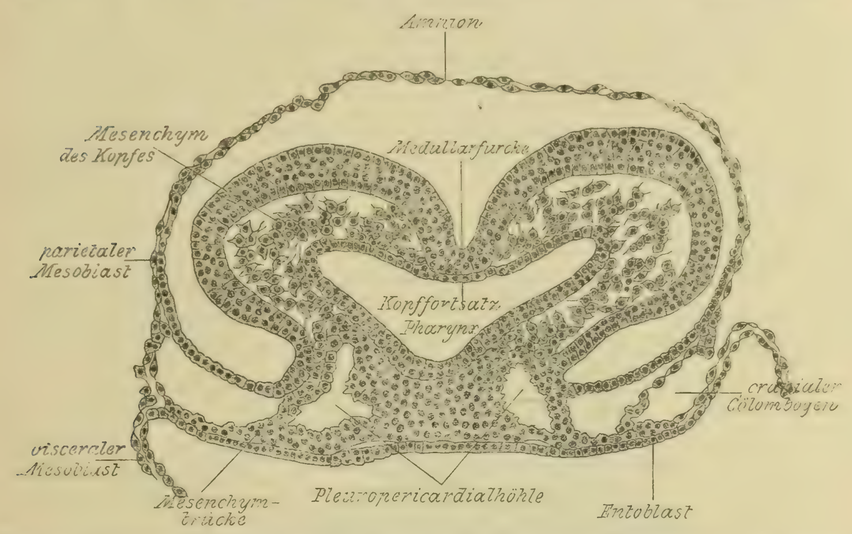


Fig. 42. Querschnitt durch den Kopf cines $16^1/_2$ Tage alten Schafembryos im Gebiete der Pleuropericardialhöhlenanlage. Vergrösserung $^{132}/_1$.

auch bei den Säugethieren ein Theil des Kopfes vorübergehend aus Ursegmenten besteht, weist auf Verhältnisse zurück, die bei niederen

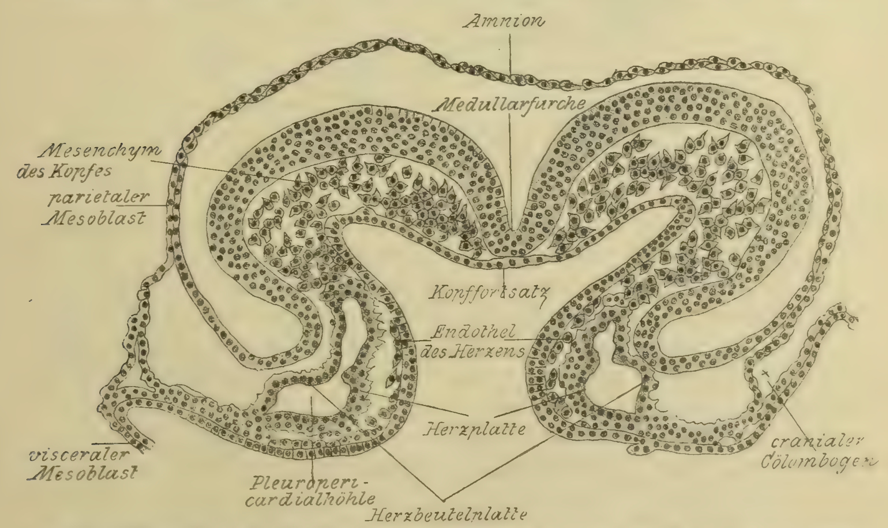


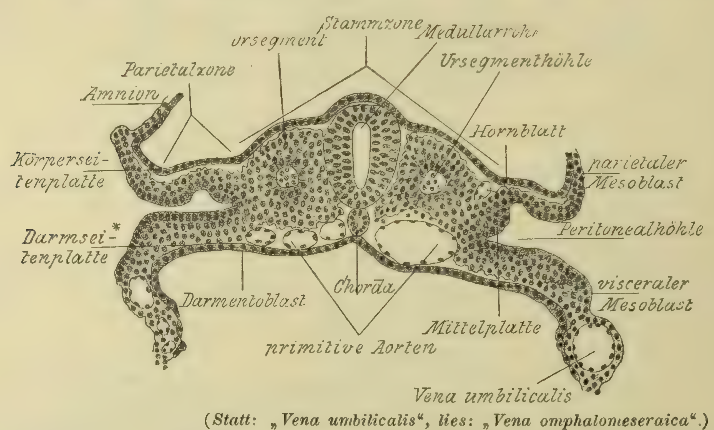
Fig. 43. Ebensolcher Querschnitt durch denselben Embryo, etwas weiter caudalwärts. Vergrösserung $^{132}/_1$.

Wirbelthieren in grösserer Ausdehnung und Deutlichkeit zu erkennen sind und bei der Skeletbildung weiter erwähnt werden sollen. Die

Abgrenzung der Ursegmente auf Schnitten ist aus den Figuren 37 bis 40 ersichtlich.

Gleichzeitig mit der Abgrenzung der drei ersten Ursegmente, vielleicht schon kurz vor derselben, entsteht im Mesenchym der Parietalzone vor dem unsegmentirten Kopfgebiete (Fig. 33) eine bei ihrem ersten Auftreten nur in Querschnitten erkennbare, beim Embryo mit 5 Segmentpaaren (Fig. 35) auch äusserlich durch hufeisenförmige Auftreibung dieser Stelle bemerkbare und in verdickte Seitenschenkel caudalwärts auslaufende Spalte, die erste Anlage der späteren Brust- und Herzbeutelhöhle, die Pleuropericardialhöhle. In ihr entsteht später das Herz mit dem Herzbeutel, und in sie wachsen nachträglich auch die Lungen ein.

Durch den Hand in Hand mit der raschen Abschnürung des Kopfes und der geringen Entwicklung der Nabelblase (bei den Wiederkäuern und dem Schweine) gehenden frühen Verschluss der im Gebiete des



(*Statt:* „*Vena umbilicalis*“, *lies:* „*Vena omphalomeseraica*“.)

Fig. 44. Querschnitt durch einen Schafembryo von 17 Tagen und 16 Stunden und zwar durch dessen 6. Ursegmentpaar. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

Kopfes befindlichen Darmrinne zur vorderen Darmhöhle werden sich die anfänglich rechts und links vom Kopfe gelegenen seitlichen Schenkel der Pleuropericardialhöhle rasch genähert werden müssen. Fig. 42.

Sie kommen dann ventral vom Kopfe zu liegen, und ihre medialen aus Entoblast bestehenden Wände verwachsen rasch miteinander. Hierdurch wird zugleich mit der Brustwand und der ersten Anlage des Zwerchfelles die Brusthöhle gebildet (siehe auch unter »Entwicklung des Herzens«).

Die erwähnten Spalten vergrössern sich rasch, auch in caudaler Richtung, und nach ihrer völligen Ausbildung reducirt sich das mesenchymatöse Dach der Pleuropericardialhöhle auf eine einfache Schichte höchstens alternirend gestellter Zellen, während der Boden der Höhle noch seine ursprüngliche Mächtigkeit beibehält. Fig. 43.

Das Dach oder der spätere Herzbeutel kann schon jetzt als Herzbeutelplatte dem dickeren Boden oder der Herzplatte gegenübergestellt werden.

Selbständig, aber gleichzeitig mit dem Weitergreifen dieser Spaltbildungen in den Bereich der vorderen Region des segmentirten Embryonaltheils treten jetzt auch in den ursprünglich soliden Segmenten Höhlen, die Ursegmenthöhlen auf, die aber bald durch aus der Segmentwand ausgeschaltete und sich rasch vermehrende Mesenchymzellen wieder ausgefüllt werden (s. Fig. 44).

Schon nach Bildung von fünf Ursegmentpaaren wird die dorsale Segmentwand epithelartig, grenzt sich dadurch scharf gegen die übrigen Wände des cubischen Segmentes ab und umhüllt einen mesenchymatösen Kern.

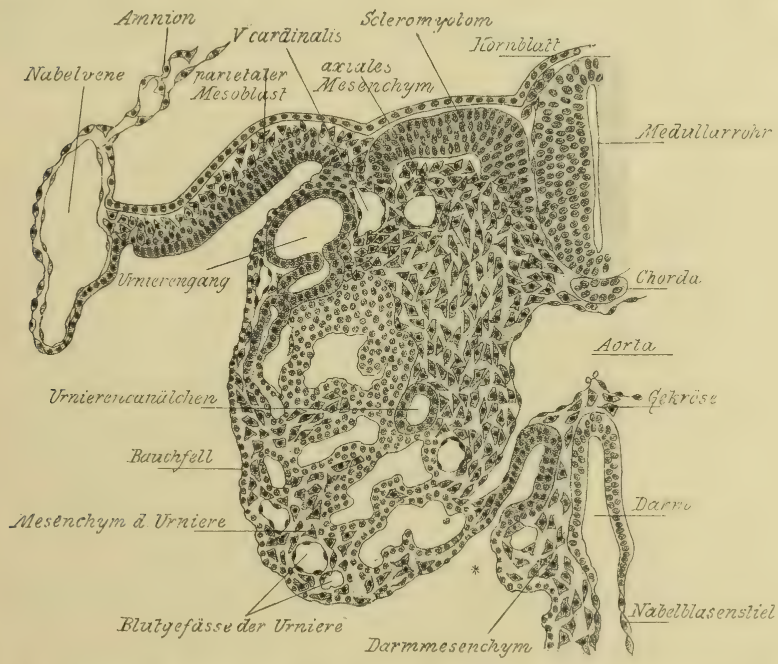


Fig. 45. Querschnitt durch den in Fig. 180 abgebildeten Schafembryo von 17 Tagen und 22 Stunden und zwar durch dessen 12. Ursegmentpaar. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

Sehr bald tritt dann, an den ältesten Segmenten zuerst, eine Lockerung in der Mitte der lateralen Segmentwand ein, die zur Auflösung fast der ganzen lateralen und der ganzen ventralen Wand in locker angeordnete oder vereinzelte Mesenchymzellen führt. Nur die dorsale Wand und der an sie grenzende Theil der medialen Wand bleibt bestehen. Fig. 45.

Das durch die Auflösung der Segmentwände gelieferte Mesenchym breitet sich lateralwärts gegen die inzwischen entstandene Urniere (siehe S. 63), ventral gegen die primitiven Aorten und die von ihnen abgehenden Gefässe aus, und umwächst gleichzeitig das Medullarrohr und die Chorda (Fig. 45). So kommt es zur Bildung einer den Rumpf

durchziehenden einheitlichen Mesenchymmasse, des axialen Mesenchyms, in dem die Segmentirung nur noch auf Längsschnitten durch die Erhaltung der dorsalen Segmentwand erkennbar bleibt. Kopfwärts läuft das Mesenchym in das ungegliederte Mesenchym des Kopfes oder die Kopfplatte aus und beginnt sich um diese Zeit durch stete Zellvermehrung zu verdichten, schweifwärts geht es in das Mesenchym der jüngsten Ursegmente und der noch ungegliederten Ursegmentplatten über. Lateralwärts dringt es zwischen die Canälchen des inzwischen entstandenen provisorischen Excretionsapparates ein und beginnt, dieselben zu umwachsen.

Die auf dem axialen Mesenchym noch bestehende Gesammtheit der dorsalen epithelartigen Ursegmentwände liefert später die Musculatur

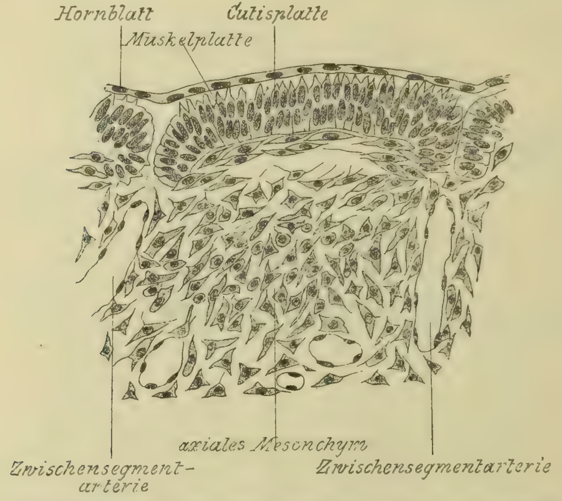


Fig. 46. Längsschnitt durch das 8. Ursegment des in Fig. 60 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

des Rumpfes nebst ihren Fascien sowie die Cutis des Rückens. Die peripheren Ränder der dorsalen Ursegmentwände knicken sich nämlich ventralwärts stärker ein und produziren sich ablösende Spindelzellen, welche sich in Gestalt flacher Platten unter das Dach des früheren Segmentes legen und sich rasch vermehrend und stark auswachsend die erste Anlage der segmental angelegten willkürlichen Musculatur, die Muskelplatten oder die Myotome liefern. Der Rest des Ursegmentdaches lockert sich auf, wird zur Cutisplatte und liefert die Cutis des Rückens. Die aus der inzwischen entstandenen Aorta dorsalwärts zwischen den früheren Ursegmenten emporwachsenden Zwischensegmentarterien bringen ihrerseits die ursprünglich streng segmentale, bald aber verwischte Anordnung der besprochenen Gebilde noch zum schärferen Ausdrucke (Fig. 46).

Die bindegewebige Rumpfwand wird seitens des parietalen Meso-

blasts dadurch gebildet, dass sich Mesenchymzellen aus dem Verbande der die Pleuroperitonealhöhle (s. weiter unten) begrenzenden Zellen lösen und selbstständig zwischen der Epitheltapete dieser Höhle und dem Hornblatt sich vermehrend schliesslich mit dem axialen Mesenchym (s. Fig. 45) und noch später nach Bildung des Cutismesenchyms des Rückens mit der Cutisplatte verschmelzen. An den Stellen der späteren Extremitätenanlagen findet sich dichteres, in reger Vermehrung begriffenes, von den Seitenplatten des Rumpfes geliefertes Mesenchym aufgestapelt.

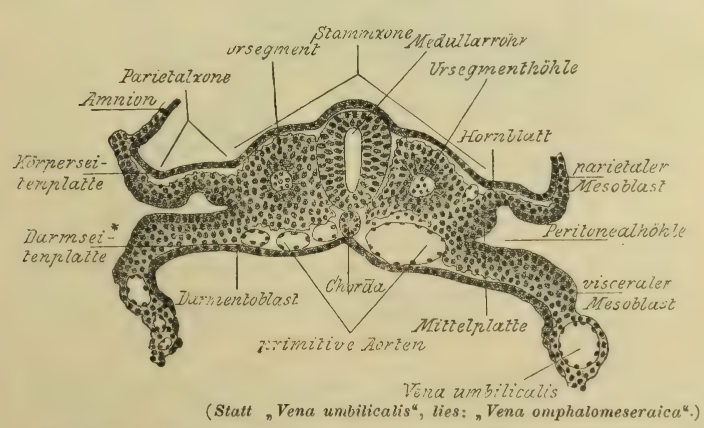
Auch die den provisorischen Excretionsapparat äusserlich überziehenden Cölomepithelien produciren Mesenchym (Fig. 40, 53 u. 45), welches theils zur Stütze des letzteren verwendet, theils dem axialen Mesenchym, welches den Excretionsapparat ebenfalls einhüllt, beigemischt wird.

Das die theils bindegewebige, theils musculöse Wandung des Darmes und seiner Anhangsdrüsen liefernde, grösstentheils dem visceralen Mesoblast entstammende Darmmesenchym (Fig. 45) wird durch Wucherung der zwischen, den Gefässanlagen restirenden Zellen des visceralen Mesoblasts geliefert und erhält vom axialen Mesenchym her Zuwachs. Die ganze Mesenchymbildung geschieht unabhängig von den Gefässen; die noch völlig blutlosen Gefässe (Schaf) werden erst secundär von Mesenchymscheiden umgeben.

Die Bildung des definitiven Axenskeletes findet in später, gelegentlich der Organentwicklung, zu besprechender Weise statt. Vor der Hand besteht also die Skeletanlage nur aus 1. der Chorda dorsalis und 2. aus dem Mesenchym des Rumpfes und Kopfes.

Von dieser nach eigenen Untersuchungen am Schafembryo gegebenen Darstellung weichen andere Autoren mehr oder weniger ab, ohne indess bis jetzt eine so vollständige Schilderung der Mesenchymbildung beim Säuger zu geben, wie ich dies that.

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen, und zwar noch ehe die Mesen-



(*Statt* „*Vena umbilicalis*", *lies*: „*Vena omphalomeseraica*".)

Fig. 47. Querschnitt durch einen Schafembryo von 17 Tagen und 16 Stunden und zwar durch dessen 6. Ursegmentpaar. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

chymgliederung in der geschilderten Weise erfolgt ist, bildet sich die Leibeshöhle des Embryo, aber in einer von der Anlage der Pleuropericardialhöhle abweichenden Weise dadurch, dass vom 5. Segmente

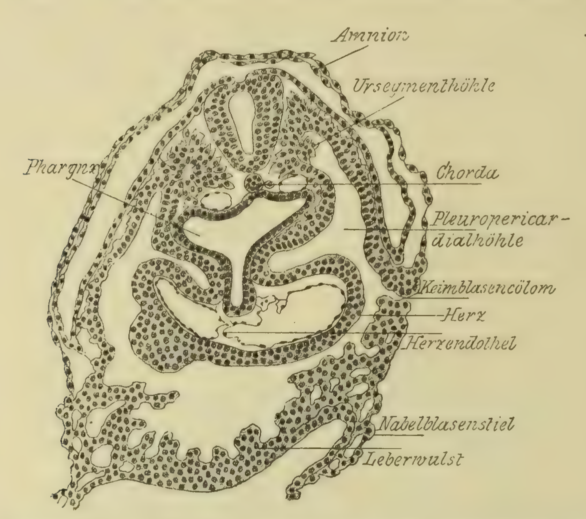
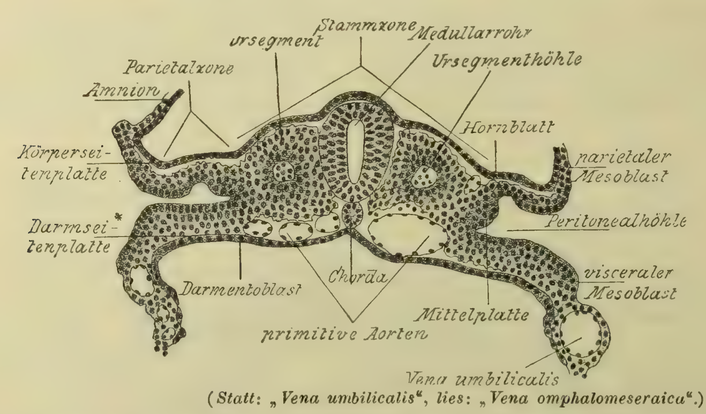


Fig. 48. Querschnitt durch das 2. Segmentpaar eines Schafembryo von 17 Tagen 6 Stunden mit 6 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

(Schaf) ab die laterale Cölomnische einen Vorstoss in das noch ungespaltene Körpermesenchym des Embryo macht und dasselbe ebenfalls in parietalen und visceralen Mesoblast zerlegt. Der erstere bildet mit



(*Statt: „Vena umbilicalis“, lies: „Vena omphalomeseraica“.*)

Fig. 49. Querschnitt durch einen Schafembryo von 17 Tagen und 16 Stunden und zwar durch dessen 6. Ursegmentpaar. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

dem Hornblatt die Körperseitenplatten, letzterer mit dem Darmentoblast die Darmseitenplatte oder Darmwand. Fig. 49.

Es communicirt also jetzt das embryonale Cölom oder die Peritonealspalte:

1. lateralwärts mit dem exoembryonalen (dem ursprünglichen Keimblasen-) Cölom;
2. cranialwärts mit der Pleuropericardialhöhle, die sich in caudaler Richtung ausdehnend mit ihm in Höhlenverbindung gesetzt hat,

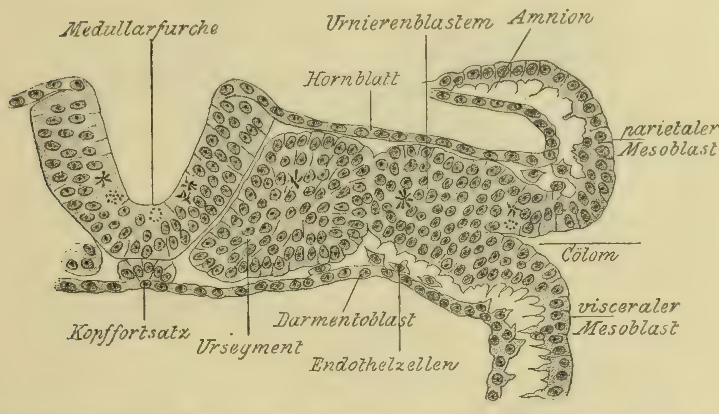


Fig. 50. Querschnitt durch einen Schafembryo von $16^1/_2$ Tagen mit 6 Paar Ursegmenten. Ende des 6. Segmentes. Vergrösserung $^{210}/_1$.

lateral aber durch eine Mesenchymbrücke (Fig. 41 links unten) von dem den Kopf umgebenden exoembryonalen Cölom getrennt ist.



Fig. 51. Querschnitt durch die Mitte des 5. Segmentpaares eines Schafembryo von 15 Tagen $7^1/_2$ Stunden mit 7 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{210}/_1$.

3. Die Ursegmenthöhlen der vordersten vier Segmente (Kopfsegmente beim Schaf) setzen sich mit der Pleuropericardialhöhle und diese ihrerseits nach Lösung der obenerwähnten Mesenchymbrücke mit dem exoembryonalen Cölom in Communication.

Dadurch entsteht im Gebiete der vordersten vier Segmente ein segmentales bis in die Stammzone des

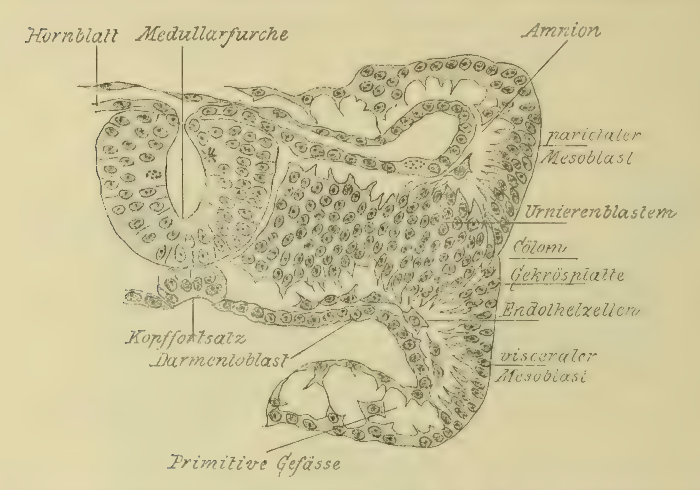


Fig. 52. Querschnitt durch das 6. Segmentpaar des in Fig. 38 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

Fig. 53. Querschnitt durch das 9. Segment des 16 Tage alten Schafembryo in Fig. 59. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

Embryo reichendes Cölom (Fig. 48). Später hebt sich diese Communication des exoembryonalen Cöloms mit der Ursegmenthöhle durch Ausfüllung der Ursegmenthöhle wieder

auf. Die hinter den ersten vier Segmenten auftretenden Ursegmenthöhlen treten niemals mit der Peritonealhöhle in Verbindung, bleiben also auch stets vom exoembryonalen Cölom geschieden (s. Fig. 49).

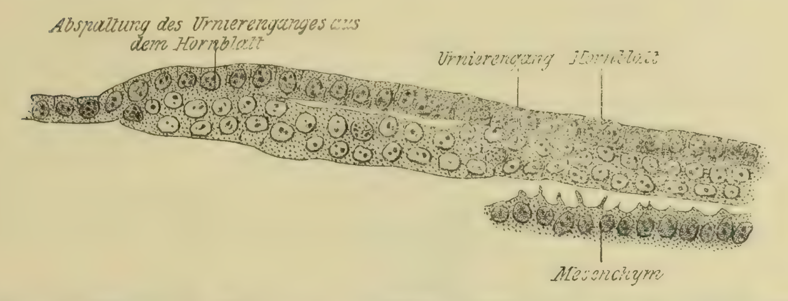


Fig. 54. Sagittalschnitt durch den Urnierengang eines 17 Tage und 5 Stunden alten Schafembryo mit 12 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

In Querschnitten durch Embryonen von 5—6 Segmenten bemerkt man auch die erste Anlage des Harngeschlechtsapparates, in Gestalt der Urniere.

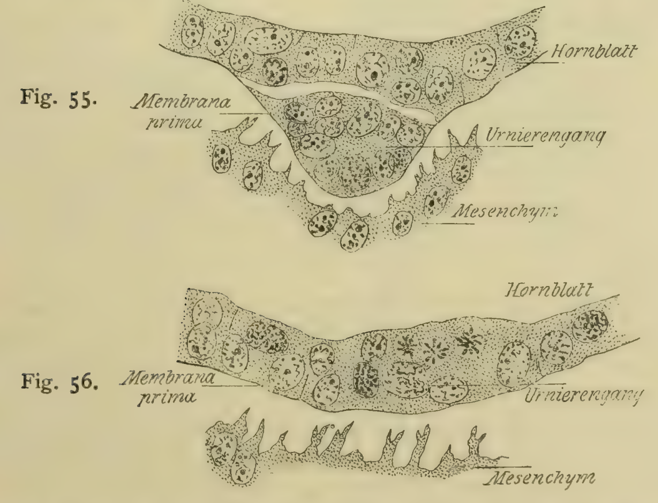


Fig. 55 und Fig. 56. Querschnitte durch einen Hundeembryo mit 17 Ursegmenten vom 19. Tage nach der Begattung. Vergrösserung $^{500}/_{1}$.
Aus dem hinter das segmentirte Körpergebiet des Embryo fallenden Schnitte in Fig. 55. ist die Abspaltung des Urnierenganges aus dem Hornblatt ersichtlich.
In Fig. 56 sind die zu dieser Abspaltung Kerntheilungsfiguren in den Zellen des Hornblattes abgebildet.

An solchen Embryonen reicht das ursprünglich nur exoembryonale Cölom bis in den Embryo herein, scheidet, wie wir sahen, in Gestalt der Peritonealspalte das Mesenchym in visceralen und parietalen Mesoblast und führt damit zur Bildung der Körper- und Darmseitenplatten.

Körperseitenplatte und Darmseitenplatte hängen jederseits lateral von den Ursegmenten durch die sich später von letzteren scharf abgrenzende Mittelplatte (Fig. 49) zusammen, während sie peripher in die Mesoblastschichte des Amnios resp. des Darmes und der Nabelblase sich fortsetzen.

Als erste Anlage des provisorischen Excretionsapparates tritt nun beiderseits ein mit der Mittelplatte und ursprünglich auch mit dem 5. und 6. Ursegment zusammenhängender drehrunder Strang auf, der wohl in caudaler, aber nicht cranialer Richtung sich weiter von der Mittelplatte abgliedert und wegen seiner Beziehungen zu derselben und aus vergleichend embryologischen Gründen als eine verdeckte[1]) Ausstülpung der Peritonealspalte aufgefasst werden darf. Man bezeichnet ihn als Urnierenblastem. (Fig. 51.)

Während seiner Längenzunahme in caudaler Richtung trennt sich das Urnierenblastem von den Ursegmenten und der Mittelplatte ab und nimmt epitheliale Structur an. (Fig. 52.)

Der lateral vom Urnierenblastem gelegene Rest der Mittelplatte, der den parietalen und visceralen Mesoblast verbindet und zugleich die mediale Grenze der Peritonealspalte bildet, heisst nun Gekrösplatte, weil aus ihm auf später zu erörternde Weise das den Darm an die Wirbelsäule heftende Gekröse, das Mesenterium, hervorgeht. In dem Urnierenblastem treten nun bald hintereinander liegende Lichtungen, die Urnierenbläschen, auf (Embryonen von 10 Segmenten) die beim Hunde vorübergehend durch eine enge Spalte mit der Peritonealhöhle communiciren, sich aber bald von ihr abschnüren und zu kurzen, auch dorsalwärts blind geschlossenen Canälchen sich umwandeln. Diese primitiven Urnierenbläschen wachsen also zu Quercanälchen der Urniere aus, und diese beginnen sich alsbald S-förmig zu schlängeln.

Um diese Zeit wird auch die Anlage eines Ausführungsganges der drüsigen Urniere sichtbar, indem sich vom 9. Segmente ab vom dorsalen Ende der noch kurzen Canälchen ein drehrunder, zuerst solider Epithelstrang abgliedert, der bald eine Lichtung erhält, mit welcher nachträglich die Bläschen (Hund) oder Canälchen (Schaf) communiciren.

Dieser Urnierengang wächst nun, in eine dorsale Ectoblastrinne eingepresst, rascher als die Urnierenanlage caudalwärts aus und verlöthet mit dem Ectoblast. Fig. 54.

Bei niederen Wirbelthieren entwickelt sich am Kopfende der Urniere eine Vor- oder Kopfniere, deren Canälchen mit dem Cölom in Verbindung bleiben und an deren innerer Mündung sich ein Gefässknäuel aus der Cölomwand anlegt. Bei den Säugern hat man bis jetzt nur Rudimente dieser Bildung gefunden.

Von der Verlöthungsstelle mit dem Ectoblast ab bildet sich der

---

1) »Verdeckt« nennt man solide, von Höhlenwänden oder Oberflächen ausgehende Aus- oder Einstülpungen, welche spalten- oder schlauchförmigen Ausstülpungen anderer Objecte, namentlich niederer Typen gleichwerthig sind, ihre Lichtung aber erst nachträglich erhalten.

Urnierengang in anderer Weise als vorne, wo er als cylindrische Abschnürung aus dem Urnierenblastem entsteht, wenn in demselben die Urnierenbläschen oder Canälchen deutlich werden, nämlich durch eine namentlich an Hundeembryonen sehr deutliche Abspaltung aus dem Hornblatt in Leistenform (Fig. 55 u. 56). Die abgespaltene solide Leiste erhält später eine centrale Lichtung und mündet bei Schafsembryonen mit 19 Segmenten schon völlig selbstständig in den Hinterdarm.

Die Urnierencanälchen nehmen auch an Länge zu, schlängeln sich, und so entsteht eine beiderseits vom Darme gelegene umfangreiche,

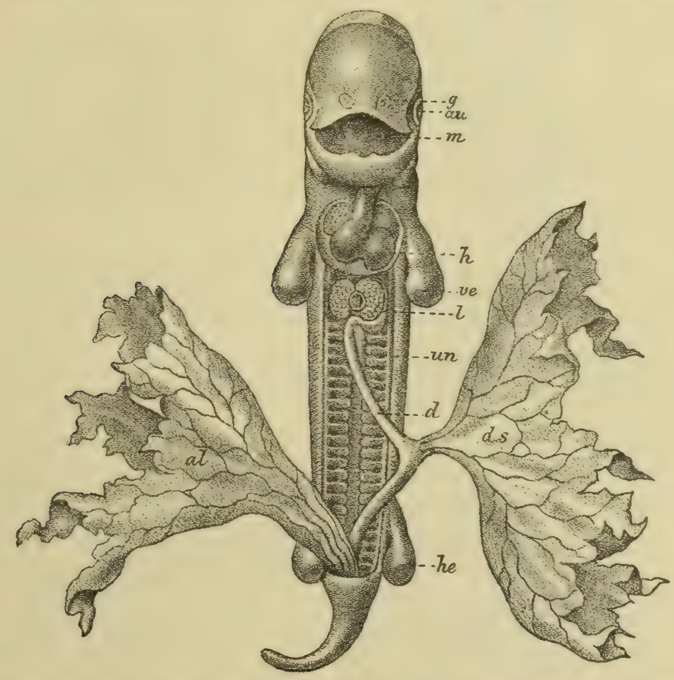


Fig. 57. Hundeembryo von 25 Tagen. Vergrösserung $^5/_1$ etwas gestreckt und in Bauchansicht nach v. Bischoff.

d Darmrohr; *ds* Dottersack oder Nabelblase; *al* Allantois; *un* Urniere; *l* die beiden die Lichtung der abgeschnittenen Vena omphalomesenterica umgreifenden Leberlappen; *ve* und *he* vordere und hintere Extremitat; *h* Herz; *au* Auge; *g* Geruchsgrübchen; *m* Mund.

zusammengesetzt schlauchförmige Drüse mit ihrem zuerst dorsal, später mehr lateral gelegenen Ausführungsgange, welche weit in Bauchhöhle vorspringt (siehe auch Fig. 60, 45 und 101).

Die aus den Urnierenbläschen bestehenden blinden Enden der Urnierencanälchen erweitern sich hohlkugelförmig. Von den primitiven Aorten aus sprossen Quergefässe in die Urniere ein, bilden an ihren Aesten Gefässknäuel und stülpen mit diesen den einen Pol des hohlkugelig erweiterten Endes der Urnierencanälchen ein. Die Epitheltapete des eingestülpten Theils flacht sich ab, am nicht eingestülpten Theil

besteht sie aus cubischen Zellen. Nun umfasst also jedes Urnierencanälchen mit seinem blinden Ende oder der Bowmanñschen Kapsel einen Gefässknäuel (Malpighisches Körperchen). Die Urnierencanälchen bilden durch Sprossung secundäre und tertiäre Canälchen, welche ebenfalls Malpighische Körperchen tragen. So entstehen allmählich zusammengesetzte Harnkanälchen, welche mit einem Malpighischen Körperchen beginnen, gewunden verlaufen und in Sammelröhren enden. Nur der craniale, später zu den Keimdrüsen in engere Beziehung tretende Theil der Urniere (Sexualtheil der Urniere) behält seine eiufachen Canälchen.

Das ganze Organ besteht, abgesehen von seiner später zu berücksichtigenden Beziehung zum Geschlechtsapparat, bei Anamnien als bleibender Excretionsapparat. Bei den Säugethieren tritt er nach Anlage der Keimdrüsen unter ausgiebiger Rückbildung theilweise in engere Beziehung zum Generationsapparat, während sich, wie wir sehen werden, die bleibende Niere erst nachträglich aus dem caudalen Ende des Urnierenganges bildet.

Nach meinen, namentlich an Hundeembryonen gewonnenen Erfahrungen entsteht also die Urniere aus einer Reihe freilich nicht mehr so deutlich wie bei niederen Wirbelthieren erkennbaren Cölomausstülpungen und damit, ebenso wie der proximale Theil des sich vom Urnierenblastem abschnürenden Urnierenganges aus mesoblastischem Material.

Die Art und Weise, wie der Urnierengang weiter caudalwärts durch Abspaltung einer Ectoblastleiste gebildet wird, muss als etwas Secundäres aufgefasst werden, da die vergleichende Embryologie lehrt, dass die Urniere (z. B. bei Knorpelfischen) ursprünglich auf dem Rücken des Embryo ausmündete, und dass die Beziehungen des Urnierenganges zum Hinterdarme erst später erworben sind.

Am caudalen Leibesende fällt nun auch in Embryonen mit ca. 10 Segmentpaaren ein sehr deutliches quergestelltes mondsichelförmiges Divertikel des Hinterdarmes auf, die erste äusserlich scharf ausgeprägte Abgliederung des embryonalen ausserhalb des Körpers gelegenen Harnsackes oder der Allantois, welche schon vor der Urniere angelegt, rasch zu einer transversal gestellten (Wiederkäuer und Schwein) oder rundlichen Blase (Pferd, Fleischfresser, Kaninchen) heranwächst und in welche, wie im Kapitel über die Entwickelung des Harngeschlechtsapparates gezeigt werden wird, die Urnierengänge einmünden.

Die im Bereiche des embryonalen Kopfendes gelegene vordere Darmpforte (Fig. 58*B*) erhält durch starke Einbiegung und nachträgliche Verwachsung der die Darmrinne seitlich begrenzenden und die Pleuropericardialhöhle enthaltenden Falten (Fig. 41) eine wesentliche Vertiefung. Der ventralen Einbiegung dieser als Darmfalten bekannten Ränder folgt alsbald eine in der Medianebene platzgreifende Verwachsung der Faltenkuppen (Fig. 42), und so bildet sich ein

medianes Septum in der durch caudale Verlängerung ihrer Schenkel sich vergrössernden Pleuropericardialhöhle. Diese liegt jetzt als deut-

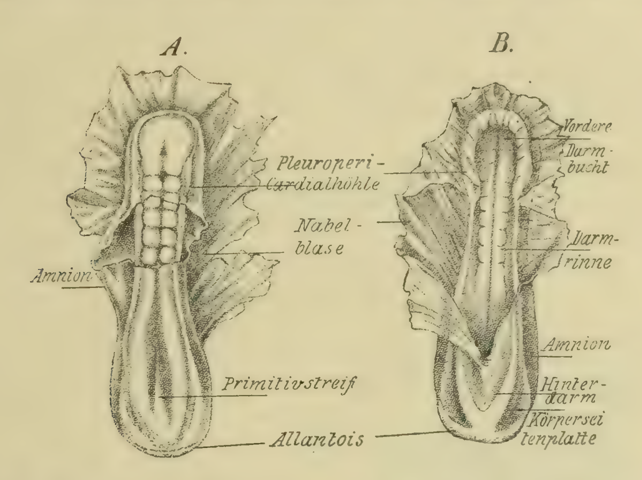


Fig. 58. Schafembryo von 16 Tagen und 6 Stunden. Vergrösserung $^{12}/_{1}$.
A Rückenansicht. *B* Bauchansicht.

liche spindelförmige Auftreibung unter der in grösserer Ausdehnung geschlossenen vorderen Darmhöhle, deren etwa dreieckiger Querschnitt

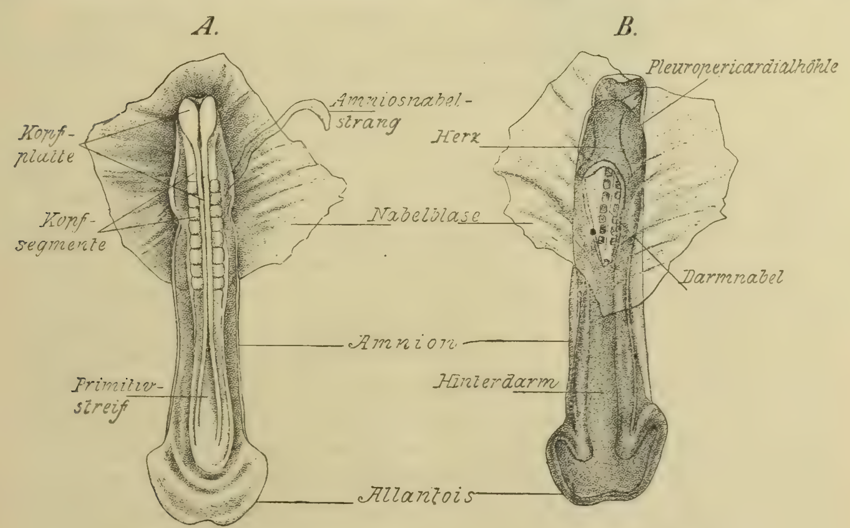


Fig. 59. Schafembryo von 16 Tagen. Vergrösserung $^{12}/_{1}$.
A Rückenansicht. *B* Bauchansicht.

in Fig. 42 auffällt. In der Pleuropericardialhöhle beginnt die Bildung des Herzens. (Siehe Entwicklung des Herzens.)

Ein Vergleich der Bauchflächen der in den Figuren 58*B* und 59*B*

abgebildeten beiden Embryonen zeigt den Verschluss der Darmrinne klarer, als umständliche Beschreibung, und namentlich auch die wesentlich fortgeschrittene Ausbildung des Hinterdarms durch craniale Verschiebung des Randes der hinteren Darmpforte.

Der Darmnabel hat sich wesentlich verengt, damit ist fast der ganze anfänglich rinnenförmige Darm in Röhrenform übergeführt worden (siehe Fig. 59*B*).

Mit dem völligen Verschluss des Darmnabels durch stetige Verengerung der in den Nabelblasenstiel führenden Oeffnung wird die ganze Darmanlage in ein den Embryo der Länge nach durchziehendes aber vorn und hinten noch blind endigendes Rohr umgewandelt. Mund und Afteröffnung bilden sich erst später als Einstülpungen des Ectoblasts, die in das Darmrohr durchbrechen. Die grossen Anhangsdrüsen des Darmes, der Leber und die Bauchspeicheldrüse, entstehen durch nachträgliche Ausstülpungen des Darmrohres, ebenso legen sich durch ventrale Ausstülpung des Darmes der Kehlkopf, die Luftröhre mit ihren Verzweigungen und die Lunge an, was hier vorgreifend nur der Vollständigkeit halber bemerkt sei.

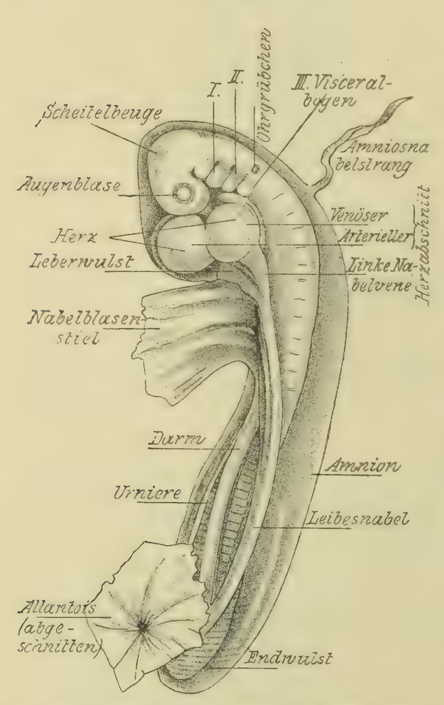


Fig. 60. Schafembryo von 18 Tagen und 8 Stunden. Vergrösserung $^{12}/_{1}$.

Der mit seinen Rändern in das Amnion übergehende Leibesnabel klafft dagegen noch längere Zeit, und man kann durch die von ihm umrahmte Oeffnung noch einige Zeit die den Darm flankirenden Urnieren erkennen. Endlich schliesst auch er sich durch mediane Verwachsung seiner Ränder, und eine feine weisse, vom Halse über die Brustwand weg gegen den runden Bauchnabel verlaufende, der späteren Linea alba entsprechende, namentlich an Embryonen des Schweines auffallende Linie markirt dann auch äusserlich noch vorübergehend die Verwachsungsstelle der Körperwände.

In die so gebildete Brust- und Bauchwand wächst später von der Stammzone aus Musculatur ein, und durch die in ihrem Bindegewebe sich differenzirenden Skelettheile (Brustbein, Rippen, Becken) erhält die Rumpfwand ihre wesentlichen Stützen.

Entwicklung des Kopfes und Gesichtes.

Die weitere Ausbildung des bislang nur wenig ausgebildeten Kopfendes (siehe Fig. 35 u. 59) wird vor allem durch die weitere Entfaltung der Hirnanlage beherrscht, die wir im Stadium der drei primitiven Hirnbläschen verlassen haben.

Das erste Hirnbläschen treibt, ehe es sich in zwei hinter einander gelegene Abschnitte gliedert, rechts und links eine blasenförmige Ausbuchtung, die durch einen hohlen Stiel mit der Wand in Zusammenhang bleibt. Diese seitlichen Divertikel und ihr Stiel bilden die ersten Anlagen des Sehorganes oder die primitiven Augenblasen mit dem Augenblasenstiel.

Die nasale Portion des ersten Hirnbläschens bläht sich, wächst rascher und grenzt sich als secundäres Vorderhirn von dem hinter

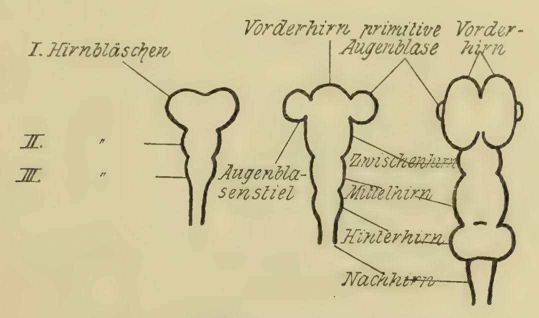


Fig. 61. Schema zur Hirngliederung.

ihm gelegenen, mit dem Augenblasenstiel zusammenhängenden, weniger stark wachsenden hinteren Abschnitte oder dem Zwischenhirne ab. Eine sagittale Furche scheidet die einheitliche Grosshirnanlage sehr früh in die beiden Hemisphärenanlagen.

Das zweite Hirnbläschen geht keine wesentliche Neugliederung ein und wird Mittelhirn. Das dritte dagegen scheidet sich ebenfalls, und zwar durch eine transversale Furche in das secundäre Hinterhirn oder das spätere Kleinhirn mit der Brücke und das secundäre Nachhirn oder das verlängerte Mark.

Selbstverständlich communiciren der gegebenen Schilderung nach die Lichtungen sämmtlicher Hirnbläschen oder die späteren Ventrikel nicht nur unter sich, sondern auch mit der Lichtung des inzwischen völlig geschlossenen Medullarrohres oder mit dem späteren Centralcanal.

Diese von einer beträchtlichen Grössenzunahme begleitete Entfaltung des Gehirnes bedingt auch eine sehr wesentliche Ausbildung des noch häutigen Hirnschädels mit gleichzeitiger Vergrösserung des ganzen Kopfes. Das überwiegende Längenwachsthum der dorsal ge-

legenen Hirntheile, vor Allem am Vorder- und Mittelhirn, veranlasst sehr bald Krümmungen an dem ursprünglich gerade gestreckten Kopfe, durch welche das Mittelhirn an den höchsten Punkt eines Bogens gelangt, dessen nasaler Schenkel durch das Vorder- und Zwischenhirn, dessen caudaler Schenkel dagegen durch das Hinter- und Nachhirn gebildet wird (s. Fig. 62 u. 64). So entsteht der dem Gipfel des Mittelhirnes entsprechende Scheitelhöcker, vor welchem der Gesichtstheil des Kopfes tief ventralwärts eingebogen (Kopfbeuge) der Brust aufliegt, während hinter ihm das Hinterhirn an einer durch den Nackenhöcker äusserlich markirten Stelle in das verlängerte Mark übergeht (Nackenbeuge).

Durch eine mit dieser ventralen Einbiegung des Kopfes gleichzeitig auftretende ventrale Einrollung des Embryonalleibes kommt das Kopfende vorübergehend in nächste Nähe des Schweifendes zu liegen. (Fig. 63.)

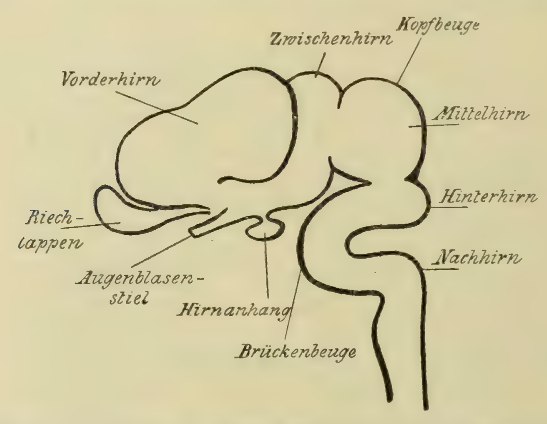


Fig. 62. Schema zur Hirngliederung und Hirnkrümmung.

In nicht minder auffälliger Weise wird die Entwicklung des Gesichtsschädels durch die Ausbildung der Sinnesorgane und die Beziehungen des Kopfes zu der in ihm gelegenen vorderen Darmhöhle und der Mundbucht beeinflusst.

In ersterer Hinsicht ist die weitere Umbildung der primitiven Augenblasen, sowie die rechts und links vom Hinterhirn in Gestalt einer mit Hornblatt ausgekleideten blindsackförmigen Grube auftretende erste Andeutung des Gehörorgans oder das Ohrgrübchen zu verzeichnen. (Fig. 60.)

Die Anlagen des Geruchs- und Geschmacksorganes sind an Vorgänge, welche zur Bildung der primitiven Mundhöhle führen, geknüpft.

Die blind endigende vordere Darmhöhle setzt sich nämlich jetzt nach zwei Richtungen hin mit der Aussenwelt in Communication. Einmal durch Bildung des Mundes und dann durch die Bildung des Kiemenapparates oder des Visceralskeletes des Kopfes.

Die Entwicklung des Visceralskeletes bei den Säugerembryonen wird verständlich durch die respiratorische Leistung, welche bei den wasserlebenden Wirbelthieren an den im Kopfe gelegenen Abschnitt des Darms, den Kopfdarm, geknüpft ist, insofern sich hier ein zeitlebens functionirender Kiemenapparat entwickelt.

Bei den Säugethieren (und den luftlebenden Wirbelthieren überhaupt) findet auf dem Wege der Vererbung zwar die Anlage dieses Apparates statt, derselbe ist aber für das Luftleben nutzlos geworden und wird nur zum Theile erhalten, weiter ausgebildet und neuen Functionen angepasst. Immerhin wiederholt er in seinem Auftreten vorübergehend Bildungen, welche bei niederen wasserlebenden Wirbelthieren zeitlebens bestehen und die zunächst in der Entwicklung der Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen und der sie trennenden Kiemen-, Schlund- oder Visceralspalten gegeben sind.

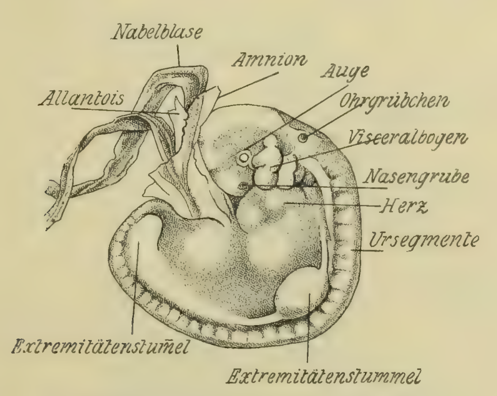


Fig. 63. Schafembryo von 20 Tagen. Vergrösserung ca. $^5/_1$.

Es entstehen nämlich, noch während der Kopf gerade gestreckt ist oder sich eben erst einzubiegen beginnt, an dem blindgeschlossenen Kopfdarmende paarige hintereinanderliegende blindsackförmige Ausbuchtungen des Darmentoblasts, die Visceral- oder Schlundtaschen, welche unter Verdrängung des in der Darmwand gelegenen Mesenchymes bis an die Innenfläche des Hornblattes heranreichen und mit ihm verlöthen. Ihnen entsprechen alsbald äussere, freilich viel seichtere transversal gestellte Furchen, die ich von allen Haussäugethieren am schönsten bei den Fleischfressern ausgebildet finde (Fig. 64). Sie sind nicht durch Einstülpung, sondern durch Oberflächenerhebung ihrer Umgebung entstanden. Ihr Grund wird durch die Verschlussplatte, die aus je einer Lage Darmepithel und Hornblatt besteht, abgeschlossen (s. Fig. 93). Durch nachträgliches Einreissen können die Visceraltaschen in Spalten umgewandelt werden, die nach innen in den Kopfdarm, nach aussen auf die Haut führen und nun Visceral- oder Schlundspalten heissen. Zwischen diesen bei den Säugethieren in der Fünfzahl hintereinander auftretenden und von aussen nur theilweise sichtbaren Furchen haben sich

durch Verdickung der Mesenchymwand der vorderen Darmhöhle vier Paar spangenartig den Kopfdarm umgreifende, in caudaler Richtung an Grösse abnehmende Wülste, die Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen ausgebildet, in deren Achse bei voller Entwicklung je ein Blutgefäss und ein Nerv verläuft.

Bei den wasserlebenden und durch Kiemen athmenden Wirbelthieren kann nach Ausbildung der Mundöffnung und Einreissen der Schlussplatten das Wasser in den nun gebildeten Schlund- oder Kopfdarm eindringen und durch die Kiemenspalten ausgestossen werden. Hierbei muss es an von den Kiemengefässen aus gespeisten sehr complicirten und blutreichen Schleimhautfalten, den Kiemenblättern, vorbeipassiren, wobei die im Blute enthaltene Kohlensäure an das

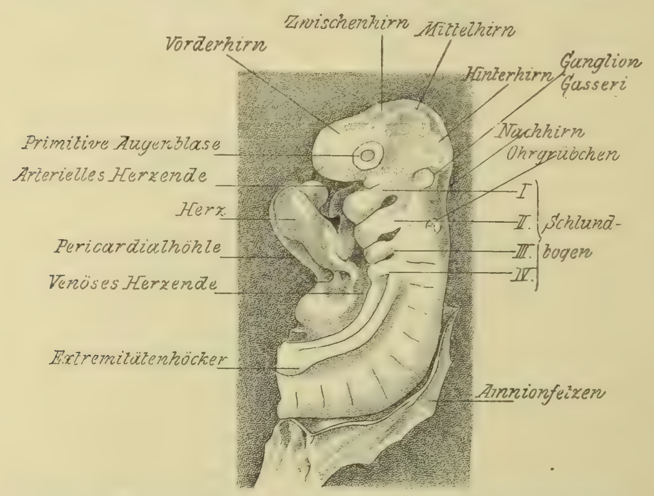


Fig. 64. Vordere Hälfte eines Hundeembryo mit 22 Ursegmentpaaren von 18 Tagen und 4 Stunden. Vergrösserung $^{10}/_{1}$.

Athemwasser abgegeben und dafür Sauerstoff aus demselben aufgenommen wird. Bei den Embryonen landlebender Thiere aber kommt es niemals zur Kiemenbildung und damit auch nie zur Kiemenathmung, sondern die Kiemenbogen und Kiemenfurchen werden theils neuen Functionen angepasst, theils gänzlich rückgebildet.

Der erste Visceralbogen oder Kieferbogen bildet die Grundlage des Gesichtes, aus dem zweiten oder Zungenbeinbogen geht ein Theil, aus dem dritten noch ein weiterer Theil des Zungenbeinapparates hervor. Diese Bogen können also als wirkliche, den Mund- und Schlunddarm umspannende »Visceralbögen« den functionslos gewordenen und baldiger Rückbildung verfallenden »Kiemenbögen« (grösster Theil des dritten und der ganze vierte Bogen) gegenübergestellt werden.

Sämmtliche Kiemenspalten, soweit solche überhaupt durchgebrochen sind, bilden sich zurück und schliessen sich in der Reihenfolge, in der sie auftraten, von vorne nach hinten. Nur von der ersten,

für die Entwicklung des Gehörorganes wichtigen, bleibt eine dem ventralen Ende derselben nahe gelegene, durch Erhebung ihrer Ränder vertiefte Stelle, die Anlage des äusseren Gehörgangs und der Ohrmuschel, zurück.

Die kräftig sich entwickelnden beiden ersten Bogen verdecken und überwachsen die hinter ihnen gelegenen abortiven Bogen sehr bald von aussen her und in caudaler Richtung, wodurch die Länge des von sämmtlichen Bogen umspannten Mundrachenraumes bei älteren Embryonen relativ kürzer als bei jüngeren sein muss (vergleiche Figg. 64 und 65). In Folge dieses ungleichen Wachsthums bildet sich am caudalen Rande des Zungenbeinbogens eine Vertiefung, die Halsbucht, in deren Grund der abortive dritte und vierte von aussen kaum mehr sichtbare Kiemen-

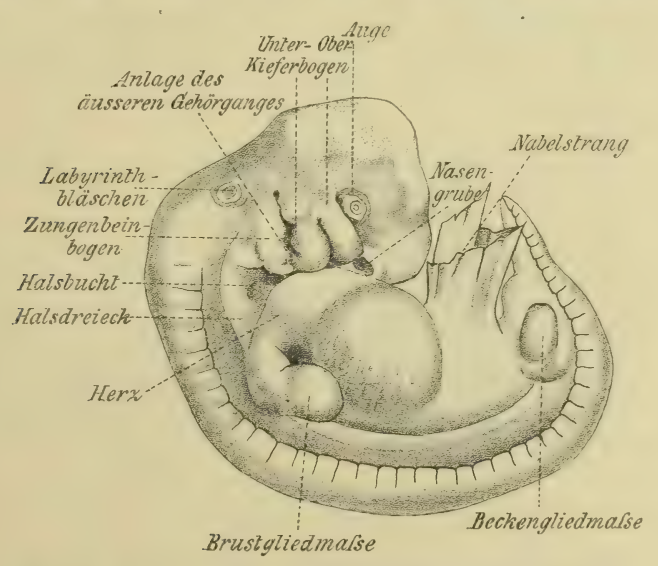


Fig. 65. Schafembryo von 24 Tagen. Vergrösserung ca. $^5/_1$.

bogen liegt. Am caudalen Rande des Zungenbeinbogens sprosst ein dem Kiemendeckel der Fische entsprechender Fortsatz nach hinten und aussen und schliesst mit der Leibeswand verwachsend die Halsbucht, die somit dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die eigentlichen Kiemenbogen bergenden Raume gleichwerthig ist, nach aussen ab. Ein hinter derselben mit dorsal gerichteter Basis keilförmig einspringendes und das Herz von der gesammten Kiemenregion trennendes Feld, das Halsdreieck, spielt bei der Entwicklung des Halses eine wesentliche Rolle.

Ob die Visceralfurchen oder Kiemenfurchen auch bei den Säugethieren durchbrechen und in welcher Zahl, ist noch eine strittige, und da es sich nur um einen rudimentär gewordenen und in physiologischer Hinsicht für den Embryo ganz gleichgiltigen Vorgang handelt, auch sehr nebensächliche Frage. Dass die Furchen nicht nur durchbrechen sondern auch bestehen bleiben können, wird bewiesen durch die

als Hemmungsbildungen Zeit Lebens bestehenden »Halskiemenfisteln«, die ihre Entstehung einem theilweisen Offenbleiben der Halsbucht, von der aus man entweder in einen engen, wechselnd langen, blinden Canal, eine stehengebliebene Kiemenfurche, oder in einen mit Schleimhaut ausgekleideten, in den Rachen führenden Gang gelangen kann (stehengebliebene Kiemenspalte).

Noch vor der ersten deutlichen Modellirung der Kiemenbogen bemerkt man eine leistenförmige Verdickung der unter dem Vorderhirnbläschen gelegenen Parietalzone in Gestalt des Stirnnasenfortsatzes,

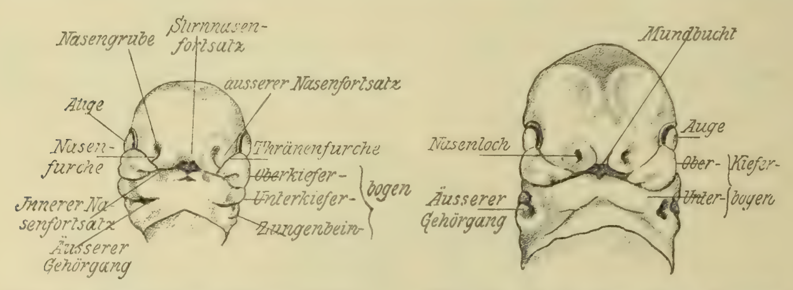


Fig. 66. Kopf eines Katzenembryos. Vergrösserung ca. $^4/_1$.

Fig. 67. Kopf eines etwas älteren Katzenembryos von 1 *cm* Länge. Vgr. ca. $^4/_1$.

der einen Theil des oberen Randes einer seichten quergestellten Spalte der Mundbucht bildet, während deren unterer Rand und der Rest der oberen Begrenzung durch den Kieferbogen gebildet wird.

Die beiden Kieferbogen gabeln sich nämlich in einen Ober- und Unterkieferfortsatz (s. Figg. 64 und 65). Die Unterkieferfortsätze wachsen spangenartig aus, um sich mit einander zum Unterkieferbogen zu verbinden. Gleichzeitig aber sprosst auch der Oberkieferfortsatz

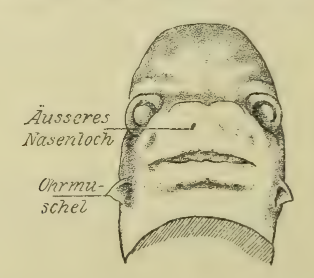


Fig. 68. Kopf eines ca. 1 Monat alten Schafembryos. Vergrösserung $^4/_1$.

hervor, ohne jedoch seinen Gespan von der anderen Seite zu erreichen, denn zwischen beiden schiebt sich von oben her der Stirnnasenfortsatz wie eine Schaufel ein.

Damit ist die Mundbucht allseitig begrenzt worden und nimmt nun parallel der Erhebung ihrer Ränder an Tiefe zu, während sie zugleich etwa in die Gestalt einer quergestellten Raute übergeht, Verhältnisse, die aber erst deutlich zu erkennen sind, wenn das anfänglich vor ihr gelegene Herz etwas nach hinten gerückt ist und dadurch besseren

Einblick erlaubt. Die von der Mundbucht begrenzte Höhle heisst primitive Mundhöhle. Sie ist aber noch durch die primitive Rachenhaut, eine dünne Lage des die Mundhöhle auskleidenden Hornblattes von der Vorderdarmhöhle getrennt. Erst nach der Lösung communicirt die vordere Darmhöhle durch die Mundhöhle mit der Aussenwelt.

Mit Ausbildung des Unterkieferbogens, der Oberkieferfortsätze und des Stirnnasenfortsatzes ist zugleich die Grundlage des Gesichtes und zwar nicht nur hinsichtlich der späteren, aus dieser Anlage hervorgehenden knöchernen Theile, sondern auch der letztere äusserlich deckenden Weichtheile (Backen, Lippen, häutige und knorpelige Nase) gegeben.

Gleich nach der Gabelung des Kieferbogens fallen rechts und links von dem ursprünglich einheitlichen Stirnnasenfortsatz (Fig. 65, 66 u. 67) zwei mit verdicktem Epithel des Hornblattes ausgekleidete Grübchen,

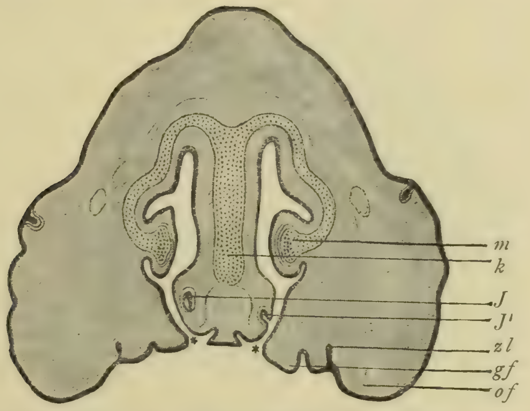


Fig. 69. Querschnitt durch den Gesichtsschädel eines Schweineembryos von 3 *cm* Scheitelsteisslänge; nach O. Hertwig.

Man sieht die Nasenhöhlen an der mit * bezeichneten Stelle mit der Mundhöhle communiciren, *k* knorpelige Nasenscheidewand, *m* knorpelige Nasenmuschel, *J* Jacobson'sches Organ, *J'* Einmündung desselben in die Nasenhöhle, *gf* Gaumenfortsatz, *of* Oberkieferfortsatz, *zl* Zahnleiste.

die Nasengruben, auf und treten sehr bald durch zwei zum oberen Mundrande führende Furchen, die Nasenfurchen (Fig. 66), in Beziehung zur primitiven Mundhöhle. In die äussere Seite dieser Furche läuft jederseits eine medial vom Oberkieferfortsatz gelegene und zum Auge führende Rinne, die Thränenfurche, aus (Fig. 66 u. 67). Durch Erhebung der Ränder vertiefen sich die anfänglich seichten Nasengruben und Nasenfurchen. Die aufgeworfenen Ränder selbst werden jederseits zum äusseren und inneren Nasenfortsatz. Der zwischen den beiden inneren, durch eine seichte mediane Kerbe getrennten Nasenfortsätzen gelegene Rest des Stirnfortsatzes verschmälert sich allmählich und begrenzt den medianen Theil der Mundhöhle von oben. Er liefert den Nasenrücken und die Nasenscheidewand im weitesten Sinne (Knochen

und Knorpel), sowie die Zwischenkiefer. Die äusseren Nasenfortsätze fussen mit ihren unteren Rändern auf dem distalen Ende des Oberkieferfortsatzes, von dem sie äusserlich durch die Thränenfurche getrennt sind. Aus ihnen gehen die seitliche Wand der Nase und die Nasenflügel hervor.

Eine an der medialen Wand jeder Nasengrube befindliche kleine Vertiefung ist die erste Anlage des später mit der Nasenscheidewand verbundenen Jacobson'schen Organes.

Durch Verwachsung der Nasenrinnenränder, speciell des inneren Nasenfortsatzes mit dem Oberkieferfortsatze, wird die Nasenrinne jederseits in den Nasencanal umgewandelt, der durch das äussere Nasenloch über dem oberen Mundrande auf der Haut (Fig. 68), durch das innere Nasenloch aber in die primitive Mundhöhle dicht hinter dem Mundrande ausmündet. Damit ist die Anlage des Geruchsorganes in

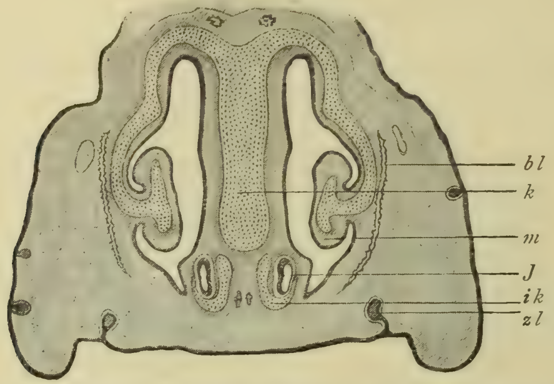


Fig. 70. Querschnitt durch den Gesichtsschädel eines Schweineembryos von 5 *cm* Scheitelsteisslänge; nach O. Hertwig

k knorpelige Nasenscheidewand, *m* Nasenmuschel, *J* Jacobson'sches Organ mit *ik* Jacobson'schen Knorpel, *zl* Zahnleiste, *bl* Belegknochen.

enge Beziehung zur Mundhöhle getreten, um eine respiratorische Nebenleistung zu übernehmen, und man muss nun stricte einen respiratorischen Theil der Nasenhöhle von der regio olfactoria derselben unterscheiden. Die letztere, mit einem vom Hornblatte stammenden Sinnesepithele ausgekleidet, rückt mehr und mehr an die Schädelbasis und wird von Fäden der Riechnerven versorgt. Sie bleibt relativ klein; nur auf die hintere Gegend der oberen Muskel, das Siebbeinlabyrinth und den entsprechenden Theil der Nasenscheidewand beschränkt. Die pars respiratoria dagegen erhält einerseits durch das Längenwachsthum des Gesichtsschädels (das nur bei den kurzschnauzigen Hunderassen und der Katze ein geringes ist), andererseits durch die Muschelbildung und die Ausbildung von Nebenhöhlen eine sehr beträchtliche Oberflächenentwicklung. Vor allem wird auch ein Theil der primitiven Mundhöhle zur Bildung dieser pars respiratoria verwendet. Es wachsen nämlich

jederseits von der medialen Fläche des Oberkieferfortsatzes horizontale Falten, die Gaumenfortsätze oder die Gaumenplatten, aus und scheiden die primitive Mundhöhle in zwei übereinander liegende Etagen.

Beide stehen noch eine Zeit lang durch die mediane, zwischen den Gaumenplatten befindliche Gaumenspalte in Communication, und erst, wenn die Gaumenplatten zusammenstossen und durch die Gaumennaht verwachsen, ist die Trennung der Nasenhöle von der definitiven Mundhöhle vollzogen.

Von oben her ist inzwischen die Nasenscheidewand herunter gewachsen, halbirt die Nasenhöhle und verlöthet mit der Nasenfläche des Gaumens.

Die obere Etage der primitiven Mundhöhle wird in die Nasenhöhle einbezogen, und ist von dem aus den Nasengrübchen entstandenen Labyrinth als der nach hinten durch die Choanen in den Rachen führende Nasenrachengang wohl zu unterscheiden.

Die untere Etage der primitiven Mundhöhle wird definitive Mundhöhle bis zum Arcus glossopalatinus. Aus ihrem Boden entsteht die Zunge, aus ihrem Dach durch Abschnürung die Hypophyse.

Die äussere Nase (Schnauze, Nasenspiegel, Rüsselscheibe) bildet sich aus dem Stirnfortsatze und den Nasenfortsätzen in der Weise, dass sich der zwischen den Nasenfortsätzen (s. Fig. 66, 67, 68) gelegene Stirnfortsatz mehr und mehr verschmächtigt und etwas von den sich erhebenden Nasenfortsätzen überwachsen wird. Die medialen Wände der inneren Nasenfortsätze nähern sich bis zur Berührung und verwachsen entweder bis auf eine Spur der sie vorübergehend trennenden und auf die Oberlippe hereinreichenden senkrechten Furche (Raubthiere) oder es bleibt diese Spalte in ihrer ganzen Ausdehnung Zeit lebens bestehen und bildet eine physiologische mediane Hasenscharte (gespaltene Nase gewisser Doggen). Bei den Hufthieren dagegen kommt es niemals zur nennenswerthen Ausbildung dieser Furche, und ihre Nasenfläche ist demnach glatt und ungekerbt.

Die complicirte Bildungsgeschichte des Gesichtes erklärt die bei den Hausthieren durchaus nicht seltenen Missbildungen desselben, bei denen es sich fast ausnahmslos um Hemmungsbildungen durch Offenbleiben von Spalten, die sich normaler Weise schliessen sollten, oder um behinderte Ausbildung der Ober- und Unterkieferfortsätze und des Stirnnasenfortsatzes handelt. Je nachdem die Spaltbildungen nur die Weichtheile betreffen oder auch die knöcherne Grundlage des Gesichtes, veranlassen sie die verschiedenen Grade der medianen oder seitlichen Lippen- und Kieferspalten oder Hasenscharten an der Stelle der Verbindung des Oberkiefers mit dem Zwischenkiefer oder zwischen den beiden inneren Nasenfortsätzen. Offenbleiben der Thränenfurche führt zur ein- oder doppelseitigen schiefen Gesichtsspalte. Bei mangelhafter Verwachsung des Oberkieferfortsatzes mit dem Unterkieferbogen bleibt die Mundspalte abnorm gross (Makrostomie oder quere Gesichtsspalte), bei zu weitgehender Verwachsung beider wird dagegen die Mundöffnung abnorm klein oder fehlt äusserlich gänzlich (Mikrostomie, Astomie). Behinderte Entwicklung der Kieferfortsätze führt zu einer mehr oder minder ausgesprochenen Defectbildung des Gesichtes (Aprosopie), die vielfach noch mit schiefen oder queren Gesichtsspalten gepaart sein kann.

Mangelhafte Vereinigung der Gaumenplatten endlich bedingt die häufige Gaumenspalte oder den »Wolfsrachen«, der entweder für sich oder gepaart mit anderen Difformitäten des Gesichtes beobachtet wird. Am seltensten ist das bisher nur bei Wiederkäuern und Schweinen beobachtete mit Synotie verbundene Fehlen des Unterkiefers oder die Agnathie. Die bei Schafen nicht seltene einseitige oder beiderseitige Verdoppelung des Unterkiefers, bei der am eigentlichen Unterkiefer noch eine kleine zahntragende Kieferhälfte sitzt, führe ich auf eine anomale Sprossung des Unterkieferfortsatzes zurück.

Durch die weitere Ausbildung des Halses, welche sich vorzüglich unter Betheiligung des Halsdreieckes und mit gleichzeitiger caudaler Verschiebung des Herzens vollzieht, erhält der Kopf dem Rumpfe gegenüber eine immer grössere Selbstständigkeit und richtet sich, durch Zurückbleiben der Nacken- und Scheitelregion im Wachsthum, dem Gesichtsschädel gegenüber wieder allmählich auf.

Nun werden auch die Physiognomieen der Embryonen für die einzelnen Typen charakteristisch, wobei vor Allem die relative Grösse des Hirn-

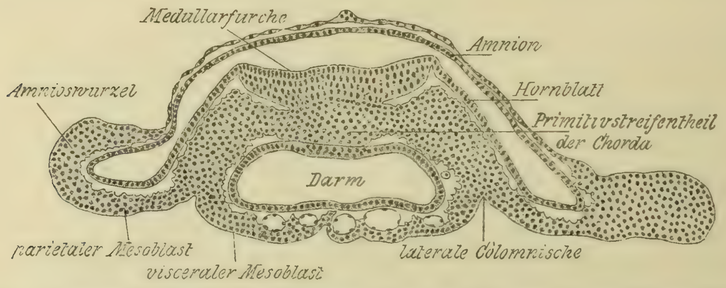


Fig. 71. Querschnitt durch den Endwulst des in Fig. 59 *A* abgebildeten Embryo (11. Schnitt vom Caudalende ab). Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

schädels oder ganzen Kopfes dem Rumpfe gegenüber, das Auswachsen des Ober- und Unterkiefers zu schnauzen- oder rüsselartigen Bildungen, die Stellung der Nasenlöcher und die Grösse und Form der allmählich um den äusseren Gehörgang emporwachsenden Ohrmuscheln von Einfluss ist.

Entwicklung des Caudalendes und Afters.

Vor dem Verschlusse der Körperseiten- oder Bauchplatten am Leibesnabel und im Bereiche der weissen Linie wird die am Caudalende des Embryo auffallende Allantois überragt durch das knotenförmig verdickte Rumpfende des Embryo, den Endwulst oder Caudalknoten (s. Figg. 50 und 60). Derselbe enthält das Material für den einer Leibeshöhle und, mit Ausnahme eines rudimentären Darmabschnittes, auch der Eingeweide entbehrenden Rumpftheil, den Schwanz des Embryo. Das Hinterende des Embryo lässt verhältnissmässig lange Zeit primitive Zustände erkennen, die der übrige Embryonalkörper schon durchlaufen hat. Der Endwulst selbst ist geschildertermassen

der verdickte Rest des Primitivstreifs. Der Ectoblast bildet eine sehr deutliche, durch den Wulst convex emporgewölbte, aus Cylinderzellen bestehende Medullarplatte, welche sich scharf gegen das Hornblatt absetzt.

Nur langsam greift die Medullarfurche, gefolgt von der characteristischen Umbildung zum Medullarrohr, caudalwärts weiter, während aus der Axe des Knotens noch fortwährend Primitivstreifentheil der Chorda gebildet wird, und sich die zu deren Seiten gelegenen mesenchymatösen Ursegmentplatten in Ursegmente gliedern, und auch das blinde Ende des Darmes einen vergänglichen hohlen Fortsatz (Schwanzdarm) in den allmählich durch diese Vorgänge selbstständig abgegliederten Schwanz (s. Fig. 73) hineintreibt, der je nach der Species auch nach Länge und Zahl der ihn aufbauenden Ursegmente grossen Schwankungen unterliegt. Als wichtig aber ist trotz aller Längenunterschiede festzuhalten, dass das Medullarrohr zu einer gewissen Zeit bis an die

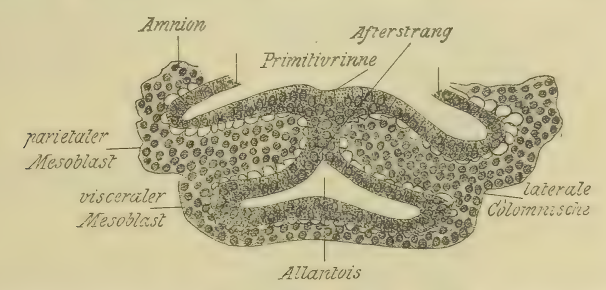


Fig. 72. Querschnitt durch das Caudalende des in Fig. 33 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

Schweifspitze reicht. (Ueber die allmähliche Verkürzung des Medullarrohrs siehe unter Entwicklung des Centralnervensystems).

Die Spitze des Schweifs bleibt in wechselnder Länge als ein feiner Faden oder kugelförmiger Anhang (Schwanzfaden, Schwanzknospe) rudimentär. Sie wird abgestossen und dadurch die Schwanzanlage verkürzt. Ausnahmsweise können sich solche Schwanzfäden über das intrauterine Leben hinaus als der Knochenwirbel entbehrende sogenannte weiche oder Hautschwänze erhalten (Hund, Schwein, Katze). Diese die Weichtheile und die Chorda der Schwanzspitze betreffende Reduction kann aber auch auf das Schweifskelet übergreifen und durch Verschmelzung der letzten 2—3 Schwanzwirbelanlagen zur Bildung eines knorpeligen oder später knöchernen Urostyls führen. Der häufige Befund von Schwanzfäden, die wechselnde Zahl der Schwanzwirbel beim erwachsenen Thiere derselben Art und die wechselnde Ausbildung des Urostyls zeigen, dass die Schwanzwirbelsäule unserer jetzigen Hausthiere in stetiger Rückbildung begriffen ist. Diese Rückbildungsvorgänge können sich mitunter zur erblichen, mit Missbildung der Schwanzwirbelsäule gepaarten Stummelschwänzigkeit steigern, die man irriger Weise vielfach als eine Vererbung der durch Coupiren des Schwanzes bedingten Verstümmelung angesehen hat und noch ansieht.

Bei Embryonen mit zwei Paar Ursegmenten verbindet ein dicht vor (d. h. nasalwärts von) der caudalen Amnioswurzel am Ende der

Primitivrinne gelegener solider Epithelstrang wahrscheinlich das Rudiment einer ursprünglich in Canalform auftretenden Bildung, das seichte Caudalende der Primitivrinne mit dem einschichtigen Entoblast des Hinterdarmes an seiner Uebergangsstelle in die Allantois. Fig. 72.

Nach sehr kurzem Bestand erleidet dieser Epithelstrang eine Continuitätstrennung der Quere nach, und so entsteht an seiner Stelle eine epitheliale Doppellamelle aus Ectoblast und Darmentoblast, die Aftermembran.

Dicht hinter derselben schlägt sich der durch die caudale Cölom-

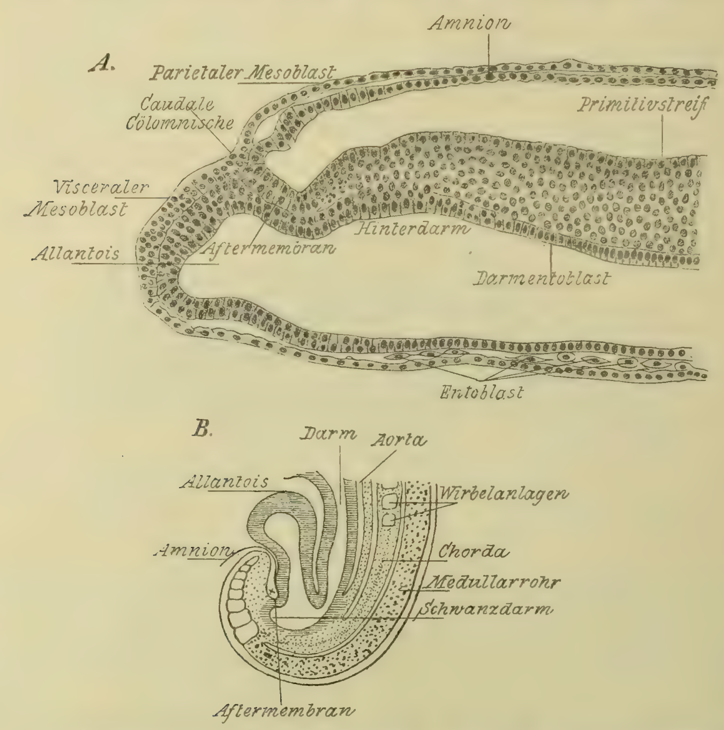


Fig. 73. *A* Medianschnitt durch das Caudalende des in Fig 58 abgebildeten Schafembryos. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.
B Medianschnitt durch das Caudalende eines Kaninchenembryos von 10 *mm* Länge; nach V. v. Mihalcovics. Vergrösserung $^{20}/_{1}$.

nische in viscerales und parietales Blatt geschiedene Mesoblast dorsal auf das Amnion, ventral auf die Allantois über (Fig. 73*A*). Die Aftermembran ist also jetzt hinter die Primitivrinne und den Primitivstreifen verschoben worden und wird nun bei Schaf-Embryonen von etwa 13 Ursegmentpaaren oder Kaninchen von 10 *cm* Länge durch den an Grösse mehr und mehr zunehmenden Endwulst immer weiter ventral in die definitive Afterregion verlagert und durch das aus dem Endwulst hervorgehende Schwänzchen überwachsen (s. Fig. 73*B*).

Später bricht die Aftermembran in die hintere Darmhöhle durch.

Letztere öffnet sich somit am After in ähnlicher Weise, wie wir es an der vorderen Darmhöhle durch Schwund der primitiven Rachenhaut schon kennen gelernt haben.

Bei ca. 3—4 Wochen alten Embryonen hat die ventrale Einrollung (Fig. 63) ihr Maximum erreicht und paart sich bei den Raubthieren zugleich mit einer starken Spiraldrehung um die Längsaxe. Die noch dünne Brustwand wird durch das grosse Herz ebenso wie die Bauchwand durch die umfangreiche Leber stark hervorgewölbt. Von der wenig umfänglichen Abdominalregion geht der Nabelstrang ab. Das Rumpfende verjüngt sich in den bei den verschiedenen Species wechselnd

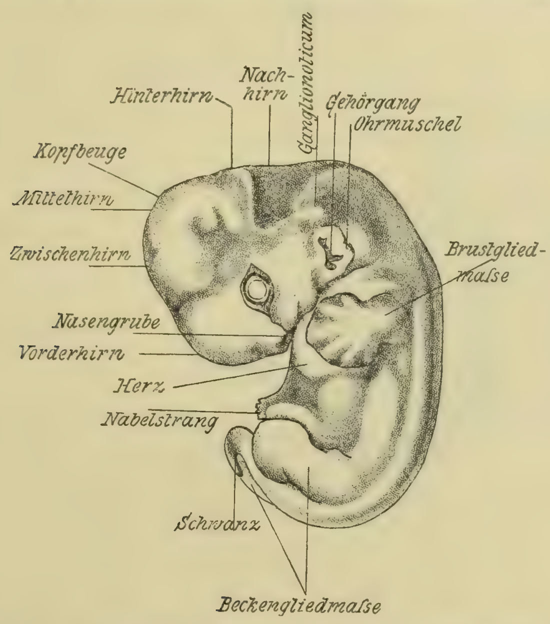


Fig. 74. Katzenembryo von 1 *cm* Länge. Vergrösserung $^5/_1$.

langen Schweif. Die weitere Ausbildung der Baucheingeweide führt zu einer allmählichen Aufrollung und Streckung des Embryo, welche bis zur Geburt sich erhält. Die rasch fortschreitende Entwicklung des Darmes lässt den Bauch bald mehr hervortreten als die Brustregion. Die äusseren Generationsorgane treten auf.

Die Figuren 74—76 illustriren zugleich das während der ganzen intrauterinen Entwicklung auffallende Ueberwiegen der vorderen Körperhälfte an Grösse über die hintere Körperhälfte, ein Verhalten, das sich zwar im Laufe der späteren Entwicklung langsam verwischt, aber erst nach der Geburt im extrauterinen Leben weiter ausgleicht.

VII. Kapitel: Entwicklung der Gliedmassen.

Zwischen dem 21. und 22. Tage nach der Begattung (Schaf) werden zwischen der Stammzone und der in die Brust-Bauchplatten um-

gewandelten Parietalzone die ersten Anlagen der Gliedmassen in Gestalt kurzer rundlicher Wülste bemerkbar, die sich allmählich, an Länge zunehmend, in kurze Stummeln mit schaufelförmig verbreiterten Enden umwandeln (siehe Figuren 60, 63, 64, 65). Die Brustgliedmassenanlage erscheint zuerst und überflügelt bezüglich ihrer Grösse und Gliederung stets die Beckengliedmasse. Da die Brustgliedmasse im Bereiche jener Ursegmente, aus deren Derivaten die beiden letzten Halswirbel und die ersten Brustwirbel hervorgehen, entsteht, muss sie, um in ihre definitive Lage am Rumpfe zu kommen, in caudaler Richtung wandern, ein Vorgang, der in dem schiefen Verlaufe der bei dieser Wanderung in caudaler Richtung mitgenommenen Nerven des

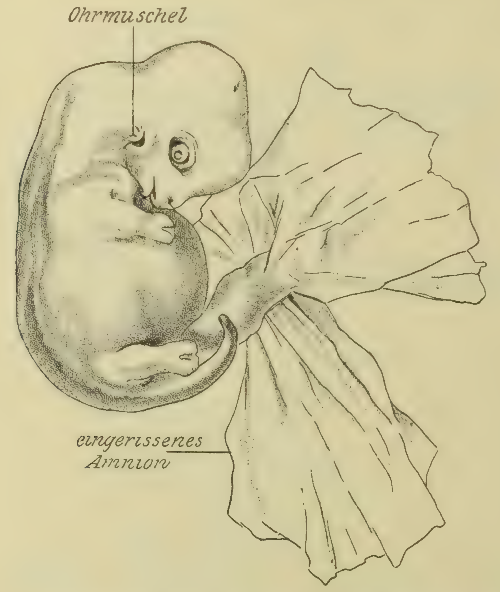


Fig. 75. Schafembryo von 30 Tagen. Vergrösserung ca. $^2/_1$.

Plexus brachialis am erwachsenen Thiere bestätigt wird. Auch die Beckengliedmasse wird zuerst in caudaler Richtung verschoben und nimmt dabei ihre Nerven mit (schiefer Verlauf des Plexus sacrolumbalis!), um nachträglich, wie die vergleichende Anatomie der erwachsenen Säuger zeigt, wieder parallel der Reduction der Rippenzahl in cranialer Richtung vorwärts zu wandern. Die Gliedmassen erscheinen ferner einer grösseren Anzahl von Rumpfsegmenten zugehörig; dafür spricht der Umstand, dass sowohl die Brust- als auch die Beckengliedmasse ihre Innervation von mehreren Rückenmarksnerven beziehen. Da die Extremitäten nur von den ventralen Aesten des Plexus brachialis oder lumbosacralis innervirt werden, erweisen sie sich als der Parietalzone (den (Bauchplatten) zugehörig, deren Haut und Musculatur ebenfalls von ventralen Spinalnervenästen versorgt werden.

Die zur Zeit ihrer ersten Anlage etwas caudal- und ventralwärts gerichteten Extremitätenstummel grenzen sich mit zunehmender Grösse schärfer ab und lassen zugleich ihre in distaler Richtung sich vollziehende Gliederung erkennen. Das schaufel- oder plattenförmig verbreiterte Ende setzt sich als Anlage der Hand an der Brust —, als Anlage des Fusses an der Beckengliedmasse scharf gegen das in den Unterarm, resp. Unterschenkel umgewandelte Stück ab; das proximalste, zugleich breiteste Stück wird Oberarm, resp. Oberschenkel; Oberarm und Unterarm sind zuerst mit dorsal und nach hinten gerichtetem Ellenbogen resp. Knie von einander abgeknickt (s. Fig. 74).

Beide Gliedmassenpaare sind derart zum Rumpfe orientirt, dass ihre Beugeflächen medial, ihre Streckflächen lateral gerichtet sind (s. Fig. 74). Gegen Ende der vierten Woche (Figg. 74 und 75) treten an der Hand und dem Fusse in Gestalt von Einkerbungen diejenigen Differenzierungen auf, welche zur Ausbildung der typischen Knochenstrahlenzahl bei unseren Penta-, Perisso und Artiodactylen führen, und auf die ich bei der Entwicklung des Extremitätenskeletes noch eingehender zu sprechen kommen werde.



Fig. 76. Schafembryo von ca. 2 Monaten. Natürliche Grösse.

Im Verlauf ihrer weiteren Ausbildung drehen sich die Brust- und Beckengliedmassen im entgegengesetzten Sinne um ihre Längsaxen, derart, dass an ersteren am Oberarm die Strecktheile nach hinten und die Beugeseite nach vorne zu liegen kommt, während an letzteren die Streckseite nach vorne und die Beugeseite nach hinten gekehrt wird (s. Figg. 75 und 76). In die anfänglich nur aus Mesenchym und einem Hornblattüberzuge bestehenden Extremitätenanlagen wachsen wahrscheinlich von dem Myotomen aus Muskeln, sicher von der Spinalleiste aus Nerven und ebenso von der Aorta aus Gefässe ein; im Mesenchym differenzirt sich zuerst das knorpelige, dann das knöcherne Skelet und über den Endphalangen bilden sich durch früh auftretende Verdickungen des Hornblattes die Hornhülsen (Krallen, Hufe, Nägel etc.).

II. Hauptstück: Entwicklung der Organe und Systeme.

A. Organe und Systeme des Ectoblasts.

VIII. Kapitel: Entwicklung des Nervensystems.

1. Centralnervensystem.

Es wurde bereits gezeigt, dass der Ectoblast der Mutterboden des Centralnervensystems ist, insofern sich derselbe in die cylindrischen Zellen der Medullarplatte und des Medullarrohres einerseits und in die flachen Zellen des Hornblattes andererseits differenzirt (siehe S. 41 u. 43). Nachdem das Medullarrohr kurze Zeit mit dem Hornblatte durch eine mediane Naht zusammenhing, löst es sich definitiv von demselben ab und bildet im Kopfgebiet an Stelle der drei Hirnausbuchtungen die drei primitiven Hirnbläschen aus. Der caudal von diesen gelegene Theil des Medullarrohrs wird Rückenmark.

Die epithelialen Seitenwände des Medullarrohrs verdicken sich beträchtlich, während der Boden und das Dach des Rohres dünn bleiben und später in die Tiefe der dorsalen und ventralen Fissur rückend, als commissura ventralis und dorsalis (Fig. 80) die verdickten beiden Rückenmarkshälften verbinden. Der verengte Rest der ursprünglich weiten Lichtung des Medullarrohrs erhält sich als Centralcanal zeitlebens. Das anfänglich bis zur Schweifspitze reichende Medullarrohr bleibt an seinem im Bereiche der Schweifwirbelsäule gelegenen Theile rudimentär oder bildet sich zurück; epitheliale Reste dieser Strecke bleiben im Filum terminale zeitlebens bestehen. Abgesehen davon aber wird das Rückenmark noch dadurch relativ kürzer, dass es von der rascher wachsenden Wirbelsäule an Länge überholt und so scheinbar kopfwärts verschoben wird. Dadurch kommt sein zapfenförmig zugespitztes Ende, der Conus terminalis, schliesslich in seine für die Haussäugethiere definitive, etwa im Bereiche des letzten Lendenwirbels befindliche, Lage.

Da die Spinalnerven mit ihren centralen Enden am Rückenmark festhängen, müssen sie bei der cranialen Verschiebung des caudalen Endes des Rückenmarks bis in die Lendengegend, um ihre Spinallöcher zu passiren und zu ihrem Endgebiete gelangen zu können, aus der ursprünglich mehr transversalen Lage in einen schiefen Verlauf übergehen. Dadurch wird die als Pferdeschweif bekannte spitzwinklige Art des Abgangs der Lumbosacralnerven bedingt. Ein ähnlicher spitzwinkliger Abgang der den Plexus brachialis bildenden Nerven wird durch die Verschiebung der Brustgliedmasse in caudaler Richtung veranlasst.

In histologischer Hinsicht differenzirt sich die Medullarplatte folgendermassen. Das anfangs gleichartige einzeilige Epithel der Me-

dullarplatte scheidet sich sehr früh (Schafembryonen von 2—5 Ursegmentpaaren)

1. in die noch längere Zeit epitheliale Beschaffenheit beibehaltenden Zellen eines Stützgerüstes, der Neuroglia oder des Neurospongiums und
2. in die sich zu nervösen Elementen umbildenden Zellen oder Neuroblasten.

1. Die ursprünglich einzeilig angeordneten Cylinderepithelzellen der Medullarplatte ordnen sich zu mehrfachen Schichten, ihre kernhaltigen Theile lagern sich dabei verschränkt. Die kernfreien Enden bleiben stets der inneren oder äusseren Oberfläche der Medullarplatte zugekehrt.

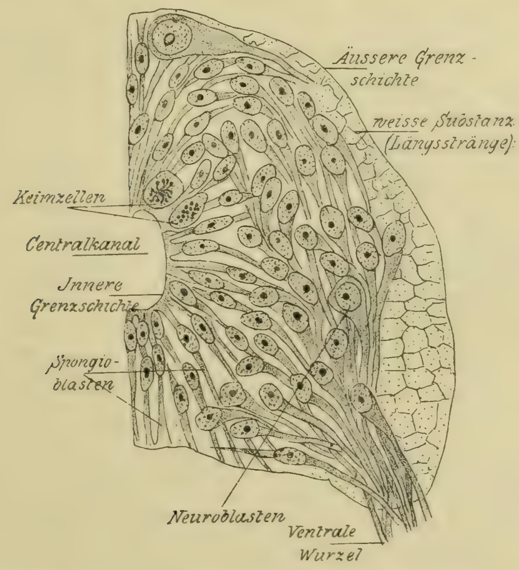


Fig. 77. Querschnitt durch das Rückenmark eines Wirbelthierembryos (Forelle); nach W. His. Vergrösserung $^{550}/_{1}$.

Im Leibe dieser Zellen kommt es zur Scheidung in eine durchsichtige, vielleicht flüssige, und in eine streifig körnige Substanz, die sich allmählich an der Peripherie der Zelle in Form eines korbartig die Innenmasse umschliessenden Fadenwerkes ansammelt. Dann verschmälern sich die der Lichtung des Medullarrohrs zugekehrten Zellenleiber und wandeln sich zu pfeilerartigen schlanken Gebilden um, den Stützzellen oder Spongioblasten. Diese behalten nur an ihrem freien Ende ihre ursprüngliche Breite bei und bilden durch Ausscheidung einer Kittsubstanz eine dünne, netzartige, innere Grenzschicht, die Limitans interna. Das der Peripherie des Medullarrohrs zugekehrte Ende dieser Stützzellen wandelt sich in ein vielfach verästeltes, anfangs eng-, später weitmaschiges Gerüstwerk um, welches von den peripher verbreiterten Enden der Spongioblasten radiär durchsetzt wird und die

später dicht unter der Meninx vasculosa gelegene äussere Grenzschicht oder die Limitans externa bildet. Fig. 77.

Das so gebildete Neurospongium wächst dann unter Theilung der Spongioblastenkerne. An der Ventrikelfläche der die ganze Dicke des Rückenmarks radiär durchsetzenden Spongioblasten treten Flimmerhaare auf und die an den Centralcanal des Rückenmarks und die Höhle der Hirnbläschen grenzenden, sich dicht aneinander lagernden Leiber der Spongioblasten werden schliesslich zum Ependym.

Wesentlich später treten die bekannten stern- oder spinnenörmigen Gliazellen auf, welche nach den Einen aus indifferent gebliebenen Zellen der Medullarplatte, nach Anderen aus nachträglich mit den Blutgefässen in das Rückenmark eingewanderten Bindegewebszellen hervorgegangen sind.

2. Zwischen den der Lichtung der Medullarfurche zugekehrten Enden der Spongioblasten sieht man schon sehr früh helle, kugelige, in lebhafter Vermehrung begriffene Zellen. Durch Theilung gehen aus ihnen Elemente hervor, deren Protoplasma sich vorwiegend an einem Zellpole zu einem dem Kern einseitig aufsitzenden Conus anhäuft, der zu einer feinen Nervenfaser oder dem Axencylinderfortsatz auswächst. In diesem Zustand heisst man diese Zellen Neuroblasten. Fig. 77.

Die Neuroblasten schieben sich aus ihrer anfänglich centralen Lage in die Lücken des Neurospongiums bis zur peripheren verästelten Schichte desselben vor und sammeln sich an derselben zu einer schmalen Zone an. Fig. 77.

Die Neuroblasten liefern theils intramedullare Nervenfasern in die ventrale Commissur und die Längsstränge des Markes, theils entsenden sie, soweit sie an der ventralen Hälfte des Medullarrohrs gelegen sind, ihre Nervenfaserfortsätze in segmentaler Anordnung durch die periphere Schichte des Neurospongiums als motorische Wurzeln von Spinal- oder Gehirnnerven in den Körper hinein. Diesen zu Stämmchen vereinigten Nervenfaserbündeln entsprechen gesonderte Gruppen von Neuroblasten. Jede Nervenfaser entspringt somit aus einer Zelle, dem Neuroblasten, der erst später die als Protoplasmafortsätze bekannten stark verästelten Ausläufer treibt und dann als Ganglienzelle bezeichnet wird.

An Stellen des Rückenmarks, von denen aus grössere Organcomplexe (Extremitäten) mit Nerven versorgt werden, müssen durch bedeutendere Anhäufungen von motorischen Ganglienzellen Anschwellungen entstehen, die Hals- und Lendenanschwellung.

Die Scheidung der drei primitiven Hirnbläschen in die secundären fünf Hirngebiete, welche die Grundlage der definitiven Hirngliederung bildet, ist auf S. 63 u. ff. nachzusehen.

Die Hirnventrikel und die in den Centralkanal des Rückenmarkes führende Sylvische Wasserleitung sind Reste der Hirnblasenlichtungen. Die Höhle der Grosshirnbläschen wird nämlich zu den Seitenventrikeln, die des Zwischenhirns zum dritten, die des

Mittelhirnes zur Wasserleitung und die des Hinter- und Nachhirnes zum vierten Ventrikel.

Wie im Medullarrohre, so bestehen auch die Wände der Hirnbläschen aus dicht gedrängten Epithelzellen, welche sich in Spongioblasten und Neuroblasten differenziren. Während sich die Hirnwand im Ganzen und namentlich an gewissen Stellen (Stammganglien) durch Anhäufung von aus Neuroblasten hervorgegangenen Ganglienzellen verdickt, bleibt sie an gewissen Stellen derselben, wie an den Decken des dritten und vierten Ventrikels, dünn oder sie wandelt sich in rudimentäre Organe [Hypophyse und Epiphyse[1])] um. Die graue ganglienzellenhaltige und weisse aus markhaltigen Fasern bestehende Substanz ist aber im Gehirn im Gegensatze zum Rückenmarke ungleichartig vertheilt: Stammganglien und Höhlengrau einerseits und periphere Ganglienschichten oder das Rindengrau andererseits.

Der im Gegensatze zu dem gestreckt bleibenden Medullarrohr sich ausbildenden und zur Scheitel-, Brücken- und Nackenbeuge

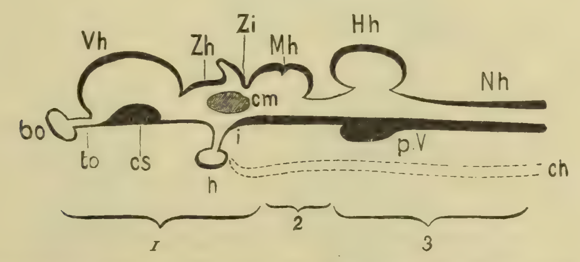


Fig 78. Schematischer Längsschnitt durch ein Säugethiergehirn. (Die Beugungen sind gestreckt dargestellt.)

Vh secundäres Vorderhirn, *Zh* Zwischenhirn mit *Zi* Epiphysenausbuchtung und *i* dem Infundibulum und *H* der Hypophyse, *Mh* Mittelhirn, *Hh* Hinterhirn, *pV* Brücke, *Nh* Nachhirn, *bo* Bulbus olfactorius, *to* tractus olfactorii, *cs* corpus striatum, *cm* commissura mollis der Sehhügel, *ch* Chorda dorsalis. *1* entspricht dem ersten, *2* dem zweiten, *3* dem dritten primitiven Hirnbläschen.

führenden Knickungen an den ursprünglich in einer Ebene hinter einander liegenden Hirntheilen ist schon gedacht worden (siehe S. 64).

Am mächtigsten entfaltet sich das Grosshirn und überwächst die übrigen Hirntheile in caudaler Richtung, ohne jedoch bei den Hausthieren das Kleinhirn zu decken. Es wird als Hirnmantel dem übrigen Hirnstamm gegenübergestellt. Durch energisches Auswachsen seiner Seitentheile im Gegensatz zu seinem langsamer wachsenden medianen Gebiet entsteht die beide Hemisphären trennende Mantelspalte. Die medialen Hemisphärenflächen platten sich ab und gehen

1) Die neueren vergleichend embryologischen Untersuchungen über die Entstehung und Bedeutung der Epiphyse des Gehirns haben gezeigt, dass sie bei den Säugethieren als abortiver Rest eines noch bei den Embryonen der Reptilien ziemlich gut entwickelten Scheitelauges zu deuten ist. Ueber die Hypophyse siehe unter »Darm«.

durch die Mantelkante in die convexen Scheitelflächen der Hemisphären über. Zwischen Grosshirn und Kleinhirn entsteht durch ungleichmässiges Wachsthum der sie begrenzenden Hirntheile die nasale Querfissur, zwischen Kleinhirn und verlängertem Marke die caudale Querfissur.

Jede Hemisphärenblase enthält einen Seitenventrikel; beide Seitenventrikel communiciren durch das Monro'sche Loch unter sich und mit dem dritten Ventrikel. Vor dem Monro'schen Loche liegt die im Wachsthum gegen die Hemisphären zurückgebliebene, die nasale Hemisphärenregion verbindende und zugleich den dritten Ventrikel abschliessende Schlussplatte oder Lamina terminalis und setzt sich ventral in die Wand des Trichters fort.

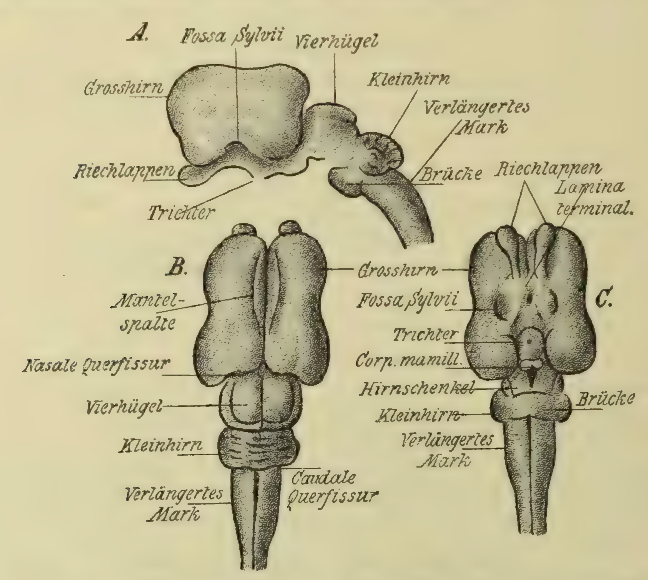


Fig. 79. Gehirn eines Pferdeembryos mit 6,8 *cm* Kopflänge in natürlicher Grösse. *A* Seitenansicht, *B* von der Convexität, *C* von der Basis her gesehen. Das später scheinbar unpaare Corpus mamillare ist in diesem Stadium deutlich paarig.

Auf den anfänglich glatten Hemisphärenwänden treten Faltensysteme auf, die Hirnfissuren (Fossa Sylvii, fissura Hippocampi, fissura chorioidea und parieto-occipitalis), deren gegen die Ventrikelhöhle vorspringende Scheitel die Bildung der Streifenhügel, des Gewölbes, des Ammonshorns und der Tela chorioidea bedingen. Durch Einstülpung rudimentär gebliebener, rein epithelialer Regionen der Hirnblasenwand gegen die Ventrikel seitens der inzwischen entstandenen Gefässhaut des Gehirnes (siehe S. 83) und durch Wucherung der eingestülpten Gefässconvolute entstehen die Adergeflechte. Jedes Adergeflecht muss somit von einer dünnen Epithelschichte oder der eingestülpten Hemisphärenwand überzogen sein. Die Auskleidung der Ventrikelhöhlen geschieht wie im Rückenmark durch ein dem Neuro-

spongium zugehöriges Ependym. Die nach Ausreissen der Adergeflechte entstandenen Lücken sind Kunstproducte. Ein Foramen Magendie giebt es nicht; an gehärteten Gehirnen kann man die Gefässhaut des Gehirnes ohne Verletzung des Marksegels abziehen.

Ausser der anfänglich nur durch die Schlussplatte gebildeten Verbindung der Hemisphären entstehen später durch caudalwärts fortschreitende partielle Verwachsung medialer, einander zugekehrter Hemisphärentheile die Hirncommissuren. Sie beginnen vor dem Monro'schen Loche und führen zur Bildung des Balkens oder der Commissura maxima; des Gewölbes und des zwischen den Säulen des Gewölbes gelegenen Septum pellucidum. Der zwischen den beiden Platten des Septum pellucidum gelegene, nur beim Pferde constant vorhandene, den übrigen Haussäugethieren aber meist fehlende ventriculus septi pellucidi ist den eigentlichen Ventrikeln nicht gleichwerthig, insofern er nicht ein Rest der Bläschenlichtung, sondern vielmehr ein durch unvollständige Verwachsung der medialen Hemisphärenwände gebildeter secundärer Raum ist.

Zu den Hirnfissuren gesellen sich noch die nur auf die Hirnoberfläche beschränkten und nicht die ganze Dicke der Hemisphärenwand betreffenden Rindenfurchen. Zwischen den Fissuren und Furchen bilden sich die Hirnwindungen oder Gyri aus.

Thiere mit glatten Hemisphärenoberflächen heissen »Lissencephalen« (sehr viele Nager, alle kleinen Säugethiere und die jungen Embryonen aller Säuger); Thiere mit gefurchter Hemisphärenfläche heissen »Gyrencephalen«. Zu ihnen gehören alle grösseren Thiere und stellen sich, durch die in Folge der Windungen bedeutend vermehrte graue Substanz auf eine höhere Stufe der Hirnentwicklung. Man hat sich vielfach gewöhnt, von einer der Complicirtheit der Furchen und Windungen parallel gehenden intellectuellen Entwicklung zu reden. Es ist aber zu berücksichtigen, dass der Furchenreichthum wesentlich von der Körpergrösse des Thieres abhängig ist. Das Gehirn einer Ratte, eines Kaninchens, Fuchses oder kleinen Hundes zeigt viel einfachere Windungen als das eines Schafes, Rindes oder Pferdes.

Tractus und Bulbus olfactorius sind ebenso wie der »Sehnerv« mit der Netzhaut nur ausgestülpte Theile der Hemisphärenwand, also eigentliche Hirnlappen. Die Höhle des Tractus und Bulbus olfactorius communicirt bei allen Haussäugern Zeit Lebens mit den zugehörigen Seitenventrikeln.

Die Wandungen des Mittelhirnbläschens verdicken sich gleichmässig; die dadurch beträchtlich verengte Lichtung desselben wird zur Sylvischen Wasserleitung. Der Boden desselben mit den Seitenwänden producirt die Hirnstiele und die Lamina perforata anterior, das Dach wird durch eine Kreuzfurche in die Vierhügel geschieden. Das später beträchtlich auswachsende Klein- und Grosshirn drängen das vorübergehend den höchsten Punct des Schädels, den Scheitelhöcker, markirende Mittelhirn in die Tiefe gegen die Hirnbasis.

Das Hinterhirnbläschen liefert durch allseitige Verdickung seiner Wandtheile die ringförmig den vierten Ventrikel umgebenden Klein-

hirntheile. Vor allem entfaltet und verdickt sich das Dach des Hinterhirn-Bläschens und bildet das durch transversale Falten ausgezeichnete Kleinhirn, dessen mediane Portion zum Wurm wird, dessen rascher wachsende laterale Theile sich als Hemisphären emporwölben. Die Furchenbildung beginnt am Wurm, und erst nachträglich folgt die Furchenbildung der Hemisphären.

Die Uebergangsstellen des vierten Hirnbläschens in das Dach des dritten und fünften bleiben sehr dünn und bilden das nasale und caudale Marksegel.

Der Boden der Hinterhirnblase verdickt sich zur Brücke und zu dem Vorbrückchen oder Corpus trapezoides; aus den Seitenwänden der ersteren entstehen die Bindearme der Brücke zum Kleinhirn.

Das Dach des Nachhirnbläschens behält seinen ursprünglich epithelialen Bau (Deckplatte), legt sich der ventralen Fläche der Gefässhaut innig an und bildet mit ihr die Tela chorioidea posterior, die dünne Decke des rautenförmigen vierten Ventrikels. Lateral hängt die Deckplatte mit den in Nervengewebe und Neuroglia differenzirten Theilen zusammen, welche die Rautengrube umgrenzen. Seitenwand und Boden des Bläschens verdicken sich unter Entwicklung reichlicher Nervensubstanz, welche sich in die durch Längsfurchen geschiedenen, als Fortsetzungen der Rückenmarksstränge aufzufassenden, auch äusserlich deutlich modellirten Strangbündel scheiden.

Die gesammten Hüllen des Gehirnes und Rückenmarkes, Meninx fibrosa, vasculosa und arachnoidea, entstehen aus dem Mesoblasten durch Abspaltung des inneren Theils des Mesenchyms der Schädelkapsel vor deren Verknorpelung. Die Gefässe wachsen von aussen in das Rückenmark und Gehirn hinein und führen demselben, abgesehen von der inzwischen gebildeten Neuroglia, noch ein bindegewebiges Stützgerüst zu. Die Fortsätze der harten Hirnhaut sind nicht bedingend für die Bildung der Fissuren, in denen sie liegen, z. B. für die Mantelspalte, sondern sie sind lediglich Füllmasse, die meist gar nicht auf den Boden der Mantelspalte herabreicht, z. B. beim Pferde.

2. Das periphere Nervensystem.

Die Spinalganglien entstehen aus der schon S. 45 erwähnten Spinalganglienleiste, welche sich dadurch segmentirt, dass ihre zwischen je zwei Ursegmenten gelegenen Theile im Wachsthum zurückbleiben, während die in der Mitte der Segmente gelegenen, stets mit dem Medullarrohr in Zusammenhang bleibenden Theile weiter wachsen. Sie schieben sich dann zwischen Medullarrohr und Segmente ein, wuchern ventralwärts weiter und verdicken sich unter Umbildung ihrer Zellen in Neuroblasten zu den Spinalganglienknoten. Die Neuroblasten der Spinalganglien vermehren sich durch Theilung und entsenden zwei in entgegengesetzter Richtung von einer peripheren Stelle des Zellleibes abgehende Nervenfaserfortsätze, deren einer centralwärts im Rückenmark, deren anderer peripher weiterwächst. Die Summe der

centralwärts wachsenden Bündel oder die sensiblen Wurzelfasern sammeln sich an der Aussenfläche des Medullarrohrs zu besonderen Längsbündeln, die am Rückenmark den primitiven Hinterstrang, am Gehirn die aufsteigenden Wurzeln des Trigeminus, des Glossopharyngeus und Vagus bilden. Die peripher wachsenden Faserstränge verbinden sich mit der motorischen Wurzel zum Spinalnervenstamm. Während also die ventralen oder motorischen Wurzeln eines Spinalnerven aus dem Rückenmark auswachsen, wachsen die dorsalen oder sensiblen Wurzeln in umgekehrter Richtung aus dem Ganglion ins Rückenmark ein. Die Abgangsstelle der dorsalen Nervenwurzel muss später ventral herabrücken, denn sie geht ja im fertigen Organismus von der dorsalen Seitenfurche nnd nicht von der fissura dorsalis aus. (Siehe auch Hirnnerven.)

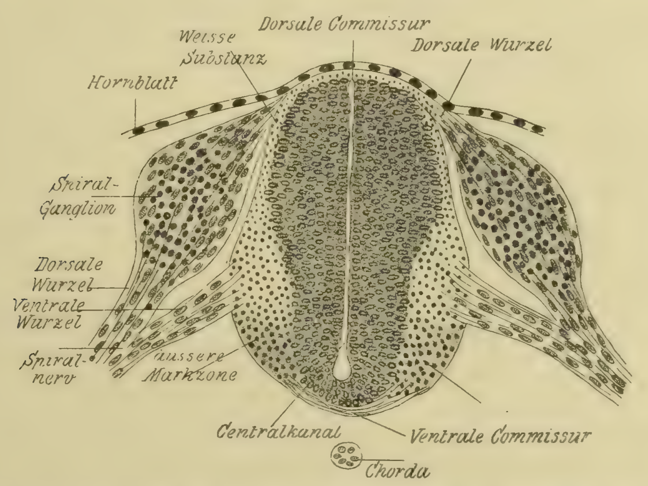


Fig. 80. Querschnitt durch das Rückenmark mit Spinalganglienanlagen in der Höhe der Brustregion von einem 22 Tage alten, in der Entwicklung zwischen den in den Figuren 63 und 65 abgebildeten Embryonen stehenden, Schafembryo. Vergrösserung ca. $^{90}/_{1}$.

Die peripheren Nerven entstehen, wie beschrieben, dadurch, dass aus den Neuroblasten des Gehirnes, des Rückenmarkes und der Spinalganglien feine Fasern als Axencylinder bis in die Peripherie zu ihren specifischen Endorganen auswachsen und sich mit diesen verbinden. Die Hüllen dieser ursprünglich nackten Fasern liefert das Mesenchym, dessen Zellen um die Axencylinder die Schwannsche Scheide und die Myelinsegmente bilden, während ihr Kern mit einem Protoplasmarest an einer Stelle der Myelinsegmente sich erhält. Andere dringen zwischen den Nervenfaserbündeln ein und umhüllen sie und die Nervenstämme als Perineurium externum und internum. Bezüglich dieser Vorgänge ist noch manches zu untersuchen.

Auch am Gehirne bildet sich an der Umschlagsstelle der Medullarplatte ins Hornblatt eine Nervenleiste aus, die caudalwärts sich in die

Ganglienleiste des Rückenmarkes fortsetzt und nach stattgehabtem Verschlusse des Medullarrohrs mit dem Dache der Hirnbläschen zusammenhängt. Aus dieser Leiste bildet sich ein Theil der Hirnnerven in ähnlicher Weise, wie die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven mit ihren Ganglien: Trigeminus mit Ganglion Gasseri; Acusticofacialis mit Ganglion acusticum und Ganglion geniculi; Glossopharyngeus und Vagus mit Ganglion nodosum und jugulare. Später rücken die rein dorsal entspringenden Nerven mit ihren Ursprungsstellen ventral an die Hirnbasis herunter.

Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Accessorius dagegen sollen sich ausser Zusammenhang mit der Nervenleiste als Auswüchse der Hirnbasis, ähnlich wie die ventralen Wurzeln des Rückenmarks, entwickeln, während der Hypoglossus einer Summe von Spinalnerven entspricht, die ihre dorsalen Wurzeln und Ganglien rückbilden und durch Concrescenz zu einem Nervenstamm verbunden werden. Siehe auch unter Entwicklungsgeschichte des Schädels, speciell der Hinterhauptsregion.

Eine ganz eigenartige Stellung nehmen der opticus mit der Netzhaut und der Olfactorius ein. Ueber sie findet sich Näheres unter Entwicklung der Sinnesorgane.

Die Beziehung der betreffenden Kopfnerven zu entsprechenden Kopfsegmenten ist bei den Säugern noch nicht mit der nöthigen Klarheit festgestellt.

Sympathicus.

Die Entwicklung des Sympathicus ist noch wenig untersucht. Die Bildung des Nervus sympathicus beginnt mit dem Auftreten von Rami communicantes, welche sich von den Spinalnervenstämmen abspalten und als Visceraläste derselben der Aorta zustreben; während ein Theil ihrer Fasern in die Längsrichtung des Rumpfes umbiegt. In diesem Stadium giebt es noch keinen »Grenzstrang«, noch dessen Ganglien, Letztere sollen dadurch entstehen, dass aus den Ventralenden der Spinalganglien bewegliche Zellen in das Gebiet des sich bildenden Grenzstranges überwandern und sich hier zu sympathischen Nervenzellen umbilden. Die so entstandenen Ganglienzellenhaufen verbinden sich dann durch sich gegenseitig entgegenwachsende Fasern zum Grenzstrange.

Die in der Brust- und Bauchhöhle gelegenen sympathischen Ganglien sind vom Grenzstrange abzuleiten.

Durch pathologische Vermehrung der in den Ventrikeln und dem Medullarrohr enthaltenen serösen Flüssigkeit kann es zu abnormer Dehnung der Höhlenwände, namentlich der Grosshirnhemisphärenwand, Hydyocephalus internus, oder im Rückenmark, Hydrorhachis interna congenita, kommen. Befindet sich dagegen die abnorme Flüssigkeitsansammlung zwischen den häutigen Ueberzügen des Gehirns oder Rückenmarks, so spricht man von Hydrocephalus externus oder Hydrorhachis externa congenita. Beide können durch monströse Blähung der Schädelkapsel resp. des Rückgratscanals zu Störungen in der Verknöcherung dieser Theile führen. Drängen sich dann Hirn oder Hirnhauttheile durch Spalten in den

Knochen heraus, so spricht man von Hirn- oder Hirnhautbruch und Rückenmarks- oder Rückenmarkshautbrüchen.

Kapitel IX: Entwicklung der Haut und ihrer Anhänge.

Das Hornblatt bildet das Primitivorgan, aus welchem erstens die Epithelschichte der Haut, die Epidermis und zweitens die wesentlichsten Bestandtheile der Sinnesorgane, die Neuroepithelien hervorgehen.

Was zunächst die Entwicklung der Haut und ihrer Anhangsbildungen und Drüsen betrifft, so besteht die Oberhaut nach Abtrennung des Medullarrohres nur aus einer einzigen Schichte cubischer oder flacher, noch nicht verhornter Zellen (Fig. 80), die sich schichtet und dann in eine tiefere aus cylindrischen kleinen in reger Vermehrung befindliche Keimschichte und eine oder später mehrere Lagen oberflächlicher abgeplatteter polygoner Zellen, die Deckschichte unterscheiden lässt. Fig. 81. Beide Schichten liefern unter Verhornung der oberflächlichen Zelllagen die Epidermis und alle ihre Anhänge: die Hornüberzüge der Endphalangen, die Haare, ferner die Epithelien der Hautdrüsen, die glatte eigene Musculatur der Knäueldrüsen. Die Hörner entwickeln sich erst nach der Geburt. Die Lederhaut dagegen wird aus Mesenchym gebildet und zwar aus dem parietalen Mesoblast und der Cutisplatte der Scleromyotome. Durch gegenseitiges Einwachsen von Cutis und Epidermis (Papillen- und Epithel-Zapfenbildung) verbinden sich Cutis und Epidermis sehr innig zu einem anatomischen und physiologischen Ganzen, der

Haut oder dem Integumente.

Als Matrix der Epidermis übernimmt die blutgefäss- und nervenhaltige Cutis die Ernährung und Innervation der Epidermis und ihrer Drüsen und Anhangsbildungen. Sie entwickelt ferner aus sich die glatte Musculatur (die Haarbalgdrüsenmuskeln und Tunica dartos des Hodensackes), während die in die Haut der Lippen und des Rückens ausstrahlenden willkürlichen Muskeln von den Myotomen aus in sie einwachsen. Erst in späteren Entwicklungsperioden scheidet sich die Haut in die Lederhaut und in das Unterhautbindegewebe.

Noch intrauterin findet eine wiederholte und ziemlich ausgiebige Abschuppung der Epidermis oder die Abhebung ganzer Epidermisfetzen und somit eine förmliche Häutung statt. Da die oberflächlichen Epidermiszellen sich nicht mehr vermehren, also mit der Oberflächenvergrösserung des wachsenden Körpers nur durch Dehnung bis zu einem gewissen Grade Schritt halten können, reisst die oberflächliche Epidermisschichte ein; ihre Zellen werden entweder abgeschilfert und bilden mit dem Secret der Hautdrüsen eine weisse schmierige, sich namentlich in den tieferen Hautfalten anhäufende Masse, die Vernix caseosa oder die Fruchtschmiere, oder es kommt unter beträchtlicher Dehnung der Oberflächenschichte zu einer Abhebung

derselben im Ganzen durch die hervorsprossenden Haare, und der Embryo ist dann von einem dünnen Häutchen, dem Epitrichium, umhüllt, das am Nabelring, den Lidern, dem äusseren Gehörgang, den Lippen und Nasenlöchern, den Zitzen, dem After und den Geschlechtsöffnungen mit der Epidermis oder den durch Einstülpung von derselben entstandenen Schleimhautsystemen vorübergehend zusammenhängt. Am schönsten ist das Epitrichium bei Schweineembryonen von ca. 20—30 *cm* Länge zu sehen. Ersatz der abgestossenen Theile findet von der Keimschicht aus durch rege Zellproduktion statt.

Die zwischen Epidermis und Cutis gelegene Grenzlage oder Basalhaut tritt sehr früh bei Embryonen mit nur wenigen Ursegmentpaaren (Schaf, Hund) als Membrana prima, in Gestalt eines feinen structurlosen Häutchens auf, das ich als eine Ausscheidung der epithelialen Epidermiszellen auffasse, da es zu finden ist, noch lange ehe eine eigentliche Cutislamelle besteht und statt ihrer nur lockeres Mesenchym vorhanden ist.

Die Glashäute der Haarbälge und sämmtlicher Hautdrüsen sind nur partiell verdickte eingestülpte Regionen dieser Membran.

An die Stelle des mesenchymatösen Baues des ganz jungen Cutisgewebes tritt anfangs des zweiten Monats fibrillärer Bau; glatte Muskelzellen differenziren sich, und die Scheidung in die Lederhaut und Subcutis, in welcher an gewissen Stellen reichliche Fettzellen sich anhäufen und den Panniculus adiposus formiren, wird durchweg scharf. Durch Einstülpung (primitive Mundhöhle, After, Nasengruben, Lidspalte, äusserer Gehörgang, äussere Generationsorgane) tritt die Haut in innige Beziehungen zu den an sie grenzenden Schleimhautsystemen, Verhältnisse, die am geeigneten Orte noch zu berücksichtigen sind.

Besonders stark verdickt sich die Epidermis schon relativ früh über den Endphalangen der Extremitäten zur Bildung der Hornscheiden. Sie differenzirt sich hier frühe verhornend bei gleichzeitiger Papillen- resp. Leistenbildung seitens der Huflederhaut in die aus Hornsäulchen oder Röhrchen und Hornblättchen bestehenden Regionen des Hornschuhs. Die ursprüngliche Kegelform der Raubthierkralle ist auch an den Hüfchen von Pferdeembryonen, weniger bei denen der Artiodactylen, bis zur Geburt auffallend und vor Allem bedingt durch eine bedeutende Entwicklung des Sohlenhornes. Auch am Hornschuh kommt es zu einer Häutung. Die den Huf anfänglich umhüllende oberflächliche weiche, mit dem Epitrichium zusammenhängende Epidermisschichte, das Eponychium der Hufwand, reisst namentlich durch das Längenwachsthum der Hufwand ein und blättert dann mit Ausnahme des als Saumband des Hufes fortbestehenden Theils leicht ab. Damit liegt dann die Glasur der Wand bloss. Das sehr dicke Eponychium der Sohle dagegen bleibt bis zur Geburt als weiche kautschukartige Masse bestehen und wird erst nach der Geburt durch Vertrocknen und die mechanischen Insulte des Gehens und Stehens abgestossen.

Kastanien und Sporn legen sich in derselben Weise wie die Hufe

an. Ueber ihre morphologische Bedeutung siehe beim Hand- und Fussskelet.

Bei den Artyodactylen, namentlich den Schweinen ist das Eponychium der Sohle stark über die Hufspitze gegen die Wand gekrümmt.

Die Hörner entwickeln sich erst nach der Geburt. Zuerst treten auf der Stirne zwei verdickte Stellen an der Epidermis auf, in deren Bereiche die sehr gefässreiche Haut fest mit ihrer Unterlage verwachsen ist. Unter gleichzeitigem Auswachsen der knöchernen Stirnzapfen werden diese Epidermishöcker zu deren Hornscheide. Auch der oberflächliche Epidermisüberzug des jungen Hornes wird durch dessen Längenwachsthum gesprengt. Ein Theil dieses von mir als Epikeras getauften Ueberzuges bleibt als Hornkäppchen noch einige Zeit auf der Hornspitze sitzen und fällt dann ab, während der Rest des Epikeras als Saumband des Horns Zeit Lebens an dessen Basis erkennbar ist.

Weisse, punktförmige, leicht prominente, an den noch völlig nackten Embryonen auffallende Epidermisverdickungen markiren die erste Anlage der Haare. Sie treten stets zuerst im Gebiete der Ober- und Unterlippe, der Augenbrauen, an den Backen und am Kinn auf, und sind die Anlagen der hier befindlichen Sinushaare, welche sich lange vor den sinuslosen Haaren anlegen und auch viel früher als letztere aus der Haut brechen.

Durchschnitte der Haut zeigen, dass jede Prominenz durch eine leichte Epidermisauftreibung bedingt ist, unter welcher eine umschriebene Zellwucherung der Cutis, die Anlage des Haarbalggrundes und der Papille, liegt. Durch einen kegelförmigen, in die Cutis einwachsenden, aus dem Epidermisknoten hervorgegangenen Zapfen wird die Papillen- und Haarbalganlage in die Tiefe der Cutis verlagert und stülpt das stumpfe aufgetriebene Ende des Kegels ähnlich dem Boden einer Flasche ein.

In dem aus Stachelzellen bestehenden Epithelzapfen scheidet sich eine centrale, kegelförmige, mit ihrer Spitze peripher gerichtete Parthie, der primitive Haarkegel, von den ihn mantelartig umhüllenden Zellen oder der Mantelschicht. Die Cutisparthien, welche diese epitheliale Haaranlage umgeben, wuchern und bilden unter gleichzeitiger Verdickung der Basalhaut, welche zur Glashaut des Balges wird, den bindegewebigen Balg. In die in seinem Grunde befindliche Papille wachsen Gefässe ein. Die Mantelschichte liefert die Stachelschicht des Haarbalges (äussere Wurzelscheide); der axiale Theil wird zum Haare nebst seiner Epidermicula und zur Haarwurzelscheide (= innerer aus Henle'scher und Huxley'scher Schichte bestehender Wurzelscheide) und ihrer Epidermicula.

Das durch besondere Form und Beschaffenheit seiner Zellen characteristische Mark fehlt dem fötalen Haare.

Die Verhornung beginnt an der Spitze des Haares. Durch rege Theilung der auf der Papille sitzenden saftigen Zellen, der Keimschichte, werden dem Haare von unten her immer neue Zellen einverleibt; es wächst rasch und durchbricht mit seiner Spitze bald die langsamer wachsende Haarwurzelscheide, die nun, trotzdem sie mit dem

Haare ein genetisches Ganzes bildete, als selbstständige Bildung erscheint. Vor der Abhebung des Epitrichiums gelegentlich des Durchbruchs der Haare können letztere schlingenförmige Umbiegungen und lockere Aufrollungen zeigen (Schwein).

Während sich Sinushaare und sinuslose Haare in derselben Weise anlegen, complicirt sich bei den ersteren der Bau des bindegewebigen Haarbalges dadurch, dass zwischen äusserer und innerer Balglage gleichzeitig mit dem Durchbruche des Haares der Schwellkörper oder cavernöse Körper sich anlegt. Die Differenzirung in Ringsinus,

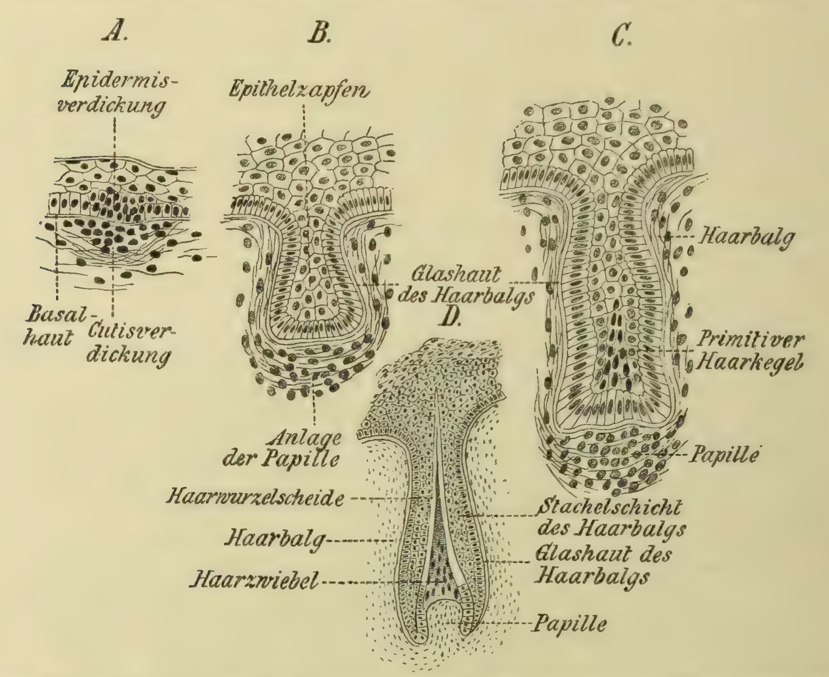


Fig. 81. *A*, *B*, *C*, *D* vier die Entwicklung des Sinushaares zeigende Verticalschnittte, halbschematisch. *B*, *C*, *D* nach P. Martin.

A vom Rindsembryo; *B*, *C* von einem Schafembryo; *D* vom Embryo einer weissen Maus.

cavernösen Körper und Sinuskissen (Raubthiere, Nager) tritt erst nach der Geburt ein.

Zwischen den ersten im Embryonalleben auftretenden Primärhaaren findet man später bei sich vergrössernder Hautoberfläche noch neue Haaranlagen, durch deren Auftreten die Zahl der Haare nach Bedürfniss der Hautoberfläche vermehrt wird. Bezüglich des Ortes und der Zeit, in welchen die Primärhaare zuerst auftreten, sowie des embryonalen Haarwechsels gibt es bei den Hausthieren noch mancherlei Fragen zu untersuchen.

Dass der letztere ziemlich ausgiebig sein kann, und dass die ausgefallenen Haare mit der Amniosflüssigkeit verschluckt werden können, beweist, abgesehen vom Vor-

kommen von Haaren im Meconium des Darmes, ein im Wanste eines 10 Tage alten Kalbes gefundener, mir vorliegender, gut apfelgrosser Haarballen. Eine verspätete, oft erst nach der Geburt eintretende und in vielen Fällen sehr mangelhafte Anlage des Haarkleides führt zu der bei Pferden, Rindern, Ziegen und Hunden bekannten angebornen Haarlosigkeit, Atrichie, besser Oligotrichie oder, da es sich um eine Hemmungsbildung handelt, Hypotrichose.

Die Zeit des Durchbruchs der Haare ist für einzelne Körperstellen eine typische, ebenso die Stellung der Haare (Haarstriche, Haarwirbel) und ihre Dicke und Länge (Schweifhaare, Mähnenhaare, Köthenhaare etc., Wolle der Schafe und gewisser Hunderassen etc.).

Die sinuslosen wollartigen embryonalen Haare werden wegen ihrer Feinheit im Gegensatze zu den nach der Geburt theilweise oder ganz an ihre Stelle tretenden derberen »Ersatzhaaren« als Lanugo bezeichnet.

Die Pigmentirung der Haut und ihrer epidermidalen Anhangsbildungen beginnt bei den verschiedenen Thieren schon intrauterin zur Zeit der Haaranlage durch in die Cutis einwandernde schwarz, pigmentirte Zellen oder Melanocyten, welche von da auch in die Epidermis (Stachelschichte des Haarbalges, Stachelschichte des Hufhornes) vordringen und hier zerfallend ihr Pigment an die Epidermiszellen abgeben, die dann dasselbe um den Kern herum, meist an der distalen Zellenseite aufspeichern.

Alle Hautdrüsen — die Milchdrüsen sollen speciell abgehandelt werden — wie die Knäuel- und Talgdrüsen, nebst der Gesammtheit der bei Thieren vorkommenden specifischen Drüsen (Inguinal-, Anal-, Carpal-, Klauen-, Präputial-, Nasenspiegel- und Thränengrubendrüsen) entwickeln sich durch in die Cutis oder bis in die Subcutis einwachsende solide Epidermissprossen, die sich als Anlagen von Knäueldrüsen bald zu schlängeln und aufzuknäueln beginnen und durch Auseinanderweichen der in ihrer Axe gelegenen Zellen ihre Lichtung bekommen. Die eigene glatte Musculatur der ein zähflüssiges, fettiges Secret liefernden grossen Knäueldrüsen (z. B. Inguinaldrüsen der Schafe) ist ebenfalls epidermidalen und damit ectoblastischen Ursprungs. Mitunter sieht man auch die Entwicklung einer Knäueldrüse von einer Haarbalgmündung ausgehen.

Die alveolären Talg- oder Haarbalgdrüsen sind in ihrer Entwicklung in der Hauptsache an die Stachelschichte der Haarbälge gebunden. Sie entstehen als warzen- oder flaschenförmige solide Sprossen derselben, nachdem sich Haar und Haarhüllen schon einige Zeit differenzirt haben, und treiben dann secundäre Sprossen, deren centrale Epithelzellen durch fettige Degeneration den Hauttalg liefern. Nur an wenigen Stellen (Vorhaut, Glans penis etc.) entstehen die Talgdrüsen unabhängig von der Stachelschichte eines Haarbalges direct aus der Epidermis.

Die an wechselnden Standorten und in wechselnder Zahl bei den Säugethieren vorhandenen Milchdrüsen werden ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach als enorm ausgebildete, mit der Ernährung des Jungen

nach der Geburt betraute Talgdrüsen aufgefasst. Zum Verständnisse der sehr eigenthümlichen, während ihrer Entwicklung und auch im ausgebildeten Zustande auffallenden Verhältnisse sei erwähnt, dass das niederste jetzt lebende Säugethier, das Schnabelthier, noch keine eigentlichen Milchdrüsen und Zitzen besitzt, sondern, dass an seiner Mittelbauchgegend nur eine mit weniger dichten Haaren bestandene pigmentirte Hautstelle auffällt, an welcher ein Complex grösserer Drüsen auf die Hautoberfläche mündet, deren Secret von dem Jungen abgeleckt wird. Diese Stelle heisst »Drüsenfeld«. Beim Ameisenigel (Echidna hystrix) wird das Drüsenfeld von einem Cutiswall taschenartig umwachsen. In dem so entstandenen Beutel, der Mammartasche, wird das Ei und das in sehr unreifem Zustande ausgeschlüpfte Junge geborgen und durch das Secret der in die Mammartasche einmündenden Hautdrüsen ernährt. Es muss einstweilen noch fraglich bleiben, ob der

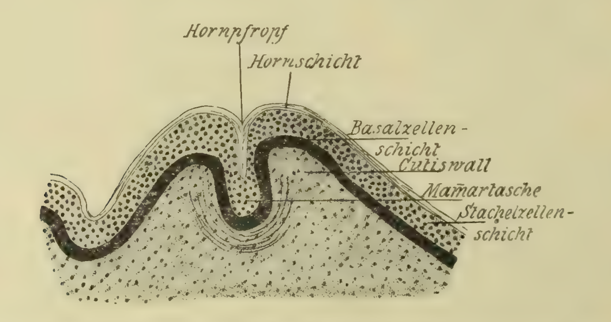


Fig. 82. Mammartaschenanlage eines 14 *cm* langen Schweineembryos nach Klaatsch. Vergrösserung $^{40}/_{1}$.

beim Schnabelthier bestehende Zustand der primäre geblieben oder etwa durch Rückbildung einer Mammartasche entstanden ist.

Die Entwicklung des Gesäuges höherer Säugethiere zeigt nun theils vorübergehende, theils definitiv bestehende Anklänge an die bei den genannten Thieren bestehenden Zustände. Ausserdem tritt noch eine Weiterbildung in der Weise auf, dass die entwickelteren Drüsencomplexe sich in einzelne Parthien scheiden und in einer Zitze oder Saugwarze, an welcher das Junge saugen kann, zusammengefasst werden. Diese Zitzen sind aber bei den verschiedenen Säugertypen von sehr ungleichem morphologischen Werthe.

Der weiteren Ausbildung des ganzen Apparates entspricht auch eine complicirtere chemische Zusammensetzung des Secretes, das man eigentlich erst jetzt als »Milch« ansprechen darf.

Als erste Anlage des Säugeapparates findet man schon bei sehr jungen Embryonen kleine knotenförmige Epidermisverdickungen, welche aber nicht der Anlage der Milchdrüsen, sondern der Anlage der Drüsenfelder entspricht, und um die sich sehr bald eine wall-

förmige Cutisverdickung, der Cutiswall (Fig. 82), erkennen lässt. Damit ist dann auch bei den höheren Säugern die Anlage einer Mammartasche und mit ihr eine Erinnerung an die Mammartasche der Echidna gegeben. Von der das Drüsenfeld markirenden Epidermisverdickung wachsen dann unter napfartiger Abflachung des letzteren wiederholt sich theilende Epithelsprossen in die Cutis ein, welche die Milchdrüsenepithelien liefern.

Dass die Epidermiseinstülpung dem Cutiswall einer Mammartaschenanlage entspricht, wird dadurch bewiesen, dass sich in dieselbe regelmässig auch ein Theil der

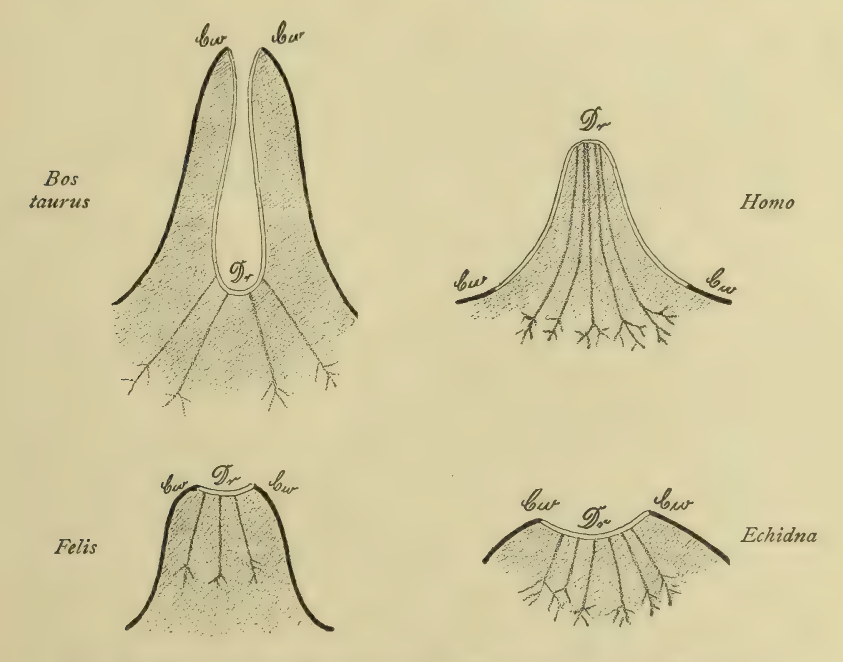


Fig. 83. Schematische Darstellung der Zitzenbildung nach Klaatsch. *Dr* Drüsenfeld oder Mammartaschenanlage; *Cw* Cutiswall.

Hornschicht, wie ein Pfropf mit einstülpt und dass sie bei gewissen Beutelthieren eine Lichtung und in ihrem Grunde Haare und Talgdrüsen besitzt.

Während nun die eingestülpten Epithelsprossen ausnahmslos zu Milchdrüsen werden, sind bezüglich der Zitzen verschiedene Entwicklungstypen zu verzeichnen. Bei den Wiederkäuern wird die Mammartaschenanlage weiter ausgebildet und persistirt. Der die Tasche begrenzende Cutiswall erhebt sich nämlich zu einer Zitze; sein Binnenraum wird Strichcanal, und in dessen erweitertem Grunde, der Cysterne, liegt das Drüsenfeld mit den Milchgängen. Bei der Stute sind in jeder Zitze zwei, in seltenen Fällen (bei der Eselin immer) drei ebenfalls persistirende und weiter entwickelte Mammartaschenanlagen durch Verwachsung ihrer Cutiswälle vereinigt. In jede der-

selben münden die Milchgänge. Auch die Saugwarze des Schweins entsteht durch Erhebung des Cutiswalles. Die Mammartasche bleibt aber in reducirter Weise bestehen, und ihr Binnenraum wird zum kurzen Ausführungsgange des in der Tiefe der Tasche mündenden Drüsencomplexes.

Beim Hunde und der Katze werden die Mammartaschenanlagen und der Cutiswall in eine Cutiserhebung einbezogen, die zur Zitze wird und das abgeflachte Drüsenfeld auf ihrem Gipfel trägt.

Als Theile des Integumentes müssen die Zitzen, sie mögen nach welchem Typus immer gebildet worden sein, auch dessen Bau im Wesentlichen wiederholen. Sie variiren nur bezüglich ihrer Grösse und ihrer Pigmentirung, sowie bezüglich ihres Haarbestandes und der Zahl und Grösse der in ihnen enthaltenen Hautdrüsen.

Neben der typischen Zahl wohlausgebildeter Zitzen findet man auch nicht selten kleinere, meist zu einem isolirten Drüsenkomplex gehörige oder auch ohne solchen vorhandene accessorische oder Afterzitzen. Auch undurchbohrte rudimentäre Zitzen habe ich neben den wohlentwickelten Saugwarzen des Hundes, der Katze und des Schweines gefunden. Bei männlichen Thieren erreicht der Säugeapparat niemals die Ausbildung wie bei weiblichen Thieren, entwickelt sich aber nach Castration stärker. Bald nach der Geburt kann man aus den Milchdrüsen beider Geschlechter durch Druck eine kleine Menge eines milchigen Secretes, die Hexenmilch, entleeren. Während sie nach der Meinung der Einen durch Verfettung der central in den ursprüglich soliden Drüsensträngen gelegenen Epithelien behufs Bildung der Lichtung der Drüsengänge geliefert wird, entsteht sie nach der Anschauung Anderer durch wirkliche vorübergehende Secretion, wofür die chemische Analyse des Secretes und der Umstand spricht, dass die Milchabsonderung bei jungen weiblichen Thieren (Fohlen) eine beträchtliche Zeit andauern kann. Man findet auch nicht selten Milchsecretion bei erwachsenen männlichen Thieren (Ziegen- und Schafböcken) in so ausgiebiger Weise, dass sie die Aufzucht von Jungen seitens männlicher Thiere erlaubte.

X. Kapitel: Entwicklung der Sinnesorgane.

Dass die den Körper nach aussen begrenzende Epithelschichte das Nervensystem und die Sinnesorgane, welche die Beziehungen zur Aussenwelt vermitteln, liefert, wird verständlich durch die Ueberlegung, dass ja alle von der Aussenwelt her wirkenden Reize direkt die Körperoberfläche treffen und hier zu Sonderungen in gewöhnliche Epidermiszellen und Sinneszellen führen mussten. Sinneszellen und Nervensystem bedingen sich gegenseitig in ihrer Existenz, denn jede Sinneszelle kann nur mit einem Nerven in Zusammenhang oder Contact gedacht werden, dessen sensuelles Endorgan sie ist. Durch diese Verbindung mit Nerven aber erhebt sich die Sinneszelle den gewöhnlichen Epithelien gegenüber zu einer höheren Leistung, sie wird zur Neuroepithelzelle. Solche Neuroepithelzellen können entweder vereinzelt oder in Gruppen gehäuft zwischen den Epidermiszellen als »niedere Sinnesorgane« (ursprünglicher und alleiniger Zustand bei niederen Thieren) vorkommen. Oder sie werden aus der Epithelschichte der Körperoberfläche mehr oder weniger in die Tiefe verlagert

und von gefässhaltigem Mesenchymgewebe umhüllt, vielfach auch in Verbindung mit sehr complicirten Hilfsapparaten gebracht (secundärer Zustand) und dann als »höhere Sinnesorgane« bezeichnet. Beide Formen finden sich bei allen Wirbelthieren. Immer aber bleibt das Neuroepithel nicht nur bestimmend für die qualitative Leistung der einzelnen Sinnesorgane (ob Geruchs-, Geschmacks-, Tast-, Temperatursinn oder Gesichts- oder Gehörsinn), sondern es bildet auch den Theil des Sinnesorganes, um dessen willen alle übrigen accessorischen Bildungen als Hilfs- oder Schutzapparate vorhanden sind.

a) Niedere Sinnesorgane.

1. Organe des Hautsinnes. Ueber die Entwicklung der im Integumente entweder zwischen den Epidermiszellen oder in der Cutis resp. Subcutis verbreiteten sensiblen, dem Druck-, Temperatur- und Geschlechtssinn dienenden Sinnesorgane (Tastzellen, Vater-Paccinische Körperchen, Nervenknäuel etc.) sind unsere Kenntnisse noch recht unzureichende.

2. Die Anlage des

Geruchsorganes

in Gestalt der Riechgrübchen wurde schon auf Seite 75 u. ff. geschildert, dabei die Vergrösserung der Nasenhöhle durch Einbeziehung eines Theils der primitiven Mundhöhle (pars respiratoria) besprochen und die definitive Trennung der Nasen, und Mundhöhle durch Verwachsung der Gaumenplatten beschrieben.

Das ursprünglich gleichartige Epithel der Riechgrübchen differenzirt sich nachträglich in das eigentliche mit Fäden der Riechnerven in Zusammenhang stehende Neuroepithel oder die Riechzellen und in die Stützzellen. Erstere bestehen aus wenig um einen rundlichen Kern gehäuftem Plasma, das sich am freien Zellenende in einen haarfeinen Fortsatz auszieht, während es am Basalende in einen feinen (Nerven?) Fortsatz ausläuft. Letztere sind massigere Gebilde mit distalem cylindrischen Ende, das einen Flimmersaum trägt. Die proximale Zellhälfte ist schmäler, zackig und buchtig, gabelt sich und hängt mit einem feinen, durch verästelte Basalzellen gebildeten Stützgerüst zusammen.

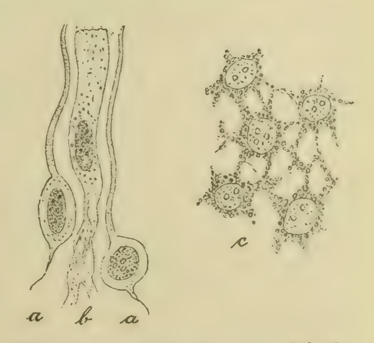


Fig. 84. Riechzellen vom Pferde nach Ellenberger.
a Sinneszellen, *b* Stützzellen, *c* Basalzellen. Starke Vergrösserung.

Diese für die Säuger giltigen Verhältnisse sind hervorgegangen aus knospenartigen Anhäufungen von zwischen den Stützzellen gelegenen Riechzellen, den Geruchsknospen, wie man sie bei Fischen und geschwänzten Amphibien findet. Durch Schwund des die Geruchsknospen trennenden Epithels kommt es dann von den Amphibien an aufwärts zu einer diffusen Anlage des Riechepithels. Auch beim

jungen Kätzchen findet man das ursprünglich haufen- und gruppenweise angeordnete Riechepithel erst allmählich in gleichmässiger diffuser Anordnung ausgebreitet vor. Die ursprüglich knospenartige Anordnung führt zu den massenhaft in der äusseren Haut der Fische vorhandenen »Tastknospen« hinüber, die auch in die Mundhöhle eingestülpt und dort zu Geschmacksknospen umgebildet werden.

Nach den neueren Untersuchungen wachsen die Fila olfactoria oder die Fäden des Riechnerven höchst wahrscheinlich von dem verdickten Epithel der Riechgruben oder der Riechplatte aus centripetal in den Riechlappen des Gehirnes ein und stellen damit die anfänglich fehlende ganglienzellenhaltige Verbindung zwischen dem Riechlappen und den Neuroepithelien her.

Die Nasenmuscheln entstehen durch Faltensysteme, die sich aus der lateralen Nasenhöhlenwand einrollen. Bei allen Haussäugethieren mit Ausnahme des Pferdes, treibt die untere Nasen- oder Kiefermuschel noch secundäre oder tertiäre Faltenblättchen, welche, sich in typischer Weise krümmend und einrollend, den bei den Raubthieren und Wiederkäuern so complicirten Bau der Kiefermuschel bedingen. Obere und mittlere Muschel sind lediglich excessiv entwickelte Siebbeinmuscheln, während die Kiefermuschel, nur vom Trigeminus und nicht wie die Siebbeinmuscheln vom Olfactorius versorgt, als ein Organ sui generis mit noch unklarer Sinnesleistung besteht. Durch die Muscheln wird die Nasenhöhle jederseits in die drei Nasengänge zerlegt. Der Nasenkamm am Septum narium des Rindes ist eine Schleimhautleiste (Septalleiste), deren Entstehung mit der Muschelbildung zusammenhängt. Bei den meisten Säugethierembryonen finden sich solche leistenartigen Schleimhauterhebungen und füllen den zwischen den Muscheln gelegenen Raum aus. Später bilden sie sich meist mehr oder weniger vollständig zurück, und die Nasengänge erhalten dadurch theilweise ihre zur Athmung nöthige Geräumigkeit.

Durch Ausstülpungen, welche die Nasenschleimhaut in ihre noch weiche unverknöcherte Umgebung hineintreibt, wird die Bildung der Nebenhöhlen, der Kiefer-, Keilbein-, Stirn- und Gaumenhöhle (Wiederkäuer) eingeleitet. Die Bildung dieser Nebenhöhlen hängt weniger mit einer Erhöhung der Geruchsleistungen zusammen als sie vielmehr durch Aussparung von Knochenmasse eine Gewichtsverringerung des durch schweres Gebiss oder Gehörn belasteten Schädels bedingt. Ihre volle Ausbildung erreichen übrigens diese »Lufthöhlen« des Kopfes erst postembryonal meist nach vollzogener zweiter Dentition, um bis in's späte Alter an Geräumigkeit zuzunehmen.

Die Bowmann'schen Drüsen entwickeln sich aus Epithelsprossen, halten durch ihr Secret die regio olfactoria feucht und werden dadurch für die Geruchsleistung wichtig, denn Geruchsempfindung ist nur bei feuchter Schleimhaut möglich.

Ein kleiner Theil der Gaumenspalte erhält sich in Gestalt des Nasengaumenganges oder Stensonschen Ganges. Derselbe schliesst sich nur beim Pferde und endet in der Gegend der Hacken-

zähne blind. In den Stenson'schen Gang münden die namentlich bei den Hufthieren sehr entwickelten Jacobson'schen Organe ein. Dieselben entstehen (s. Fig. 69 und 70) als Ausstülpungen des Schleimhautüberzugs der Nasenscheidewand und wachsen zu blindgeschlossenen, am Boden der Nasenhöhle rechts und links vom Septum gelegenen und durch eine eigene Knorpelkapsel gestützten Röhren aus. Im Epithel der sie auskleidenden Schleimhaut finden sich von einem Aste des Riechnerven versorgte Riechzellen, ausserdem verläuft ein sensibler Trigeminusast zu ihrer Schleimhaut. Function unklar.

3. Geschmacksorgan.

Die Neuroepithelien des Geschmackssinnes oder die Schmeckzellen haben im Wesentlichen mit den Riechzellen gleiche Form, doch sind sie schlanker als letztere; ihr Plasma ist um den Kern herum auf eine äusserst dünne Schichte reducirt, und der haarartige Fortsatz am freien Ende ist wie der fadenartige am Basalende kurz. Ein primitiveres, an die Tastknospen der Fischhaut erinnerndes, Verhalten ist im Gegensatz zu den diffus eingestreuten Riechzellen in der Häufung der Schmeckzellen zu Gruppen, die von pyramidenförmigen Stütz- oder Pfeilerzellen umhülst werden, gegeben. Beide zusammen formiren mit eigenthümlichen verästelten und ein zartes Gerüst für die Schmeckzellen bildenden Basalzellen die Geschmacksknospen

Die Entwicklung der Geschmackspapillen und ihrer Geschmacksknospen setzt erst spät gegen Ende des embryonalen Lebens ein. Einfache blattartige oder ringförmige Epithelausstülpungen führen zur Bildung der Papillae foliatae, circumvallatae und clavatae.

Die eigentliche Differenzirung der Papillenblätter bei ersteren und die Trennung des Walles von der Papille bei den umwallten Papillen erfolgt aber erst einige Tage nach der Geburt. Die primären Epitheleinstülpungen liefern weiter in die Tiefe wuchernd auch die an die Geschmacksorgane gebundenen und für die Geschmacksempfindung wichtigen Ebner'schen oder serösen Drüsen. Die Geschmacksknospen werden relativ spät durch Differenzirungen der Cylinderzellenschicht des Mundschleimhautepithels angelegt. Gruppen derselben nehmen nämlich an den Geschmacksorganen Spindelform an, und diese Spindelzellen durchsetzen dann das ganze Epithellager und scheiden sich in die centralen Schmeck- und die peripheren Pfeilerzellen.

Auch die Nervenfasern des Glossopharyngeus sollen von den peripheren Ganglienzellen aus centralwärts wachsen. Es ist aber noch zu beweisen, dass die Ganglienzellen durch Ausschaltung aus den Geschmacksknospenanlagen entstehen.

Ich finde in der Papilla foliata eines Pferde-Embryo von $9^1/_2$ Monaten eine Menge Geschmacksknospen, deren Mehrzahl aber nicht an ihrem definitiven Standorte um die Spalten des Organes herum, sondern im Epithel der freien Faltenoberfläche gelegen und auffallenderweise in unzweideutiger Degeneration begriffen ist. Nur die tief-

gelegenen sind intact. Völlige Ausbildung nach Zahl, Grösse, Form und Standort erreichen die Geschmacksknospen erst nach der Geburt.

Geruchs- und Geschmacksorgan sind nur als eine eingestülpte, mit reichlichen Neuroepithelien bestandene Oberhautstrecke aufzufassen, die, mit gewissen Drüsen (den Bowmann'schen und Ebner'schen Drüsen) in engste Beziehung gebracht, auf dem Wege des Functionswechsels verspecifische Sinnesleistungen übernommen hat.

b) Höhere Sinnesorgane.

1. Die erste Anlage der

Sehorgane

in Gestalt der primitiven Augenblasen, die als Ausstülpungen des primitiven Vorderhirns entstehen und durch den Augenblasenstiel zuerst mit

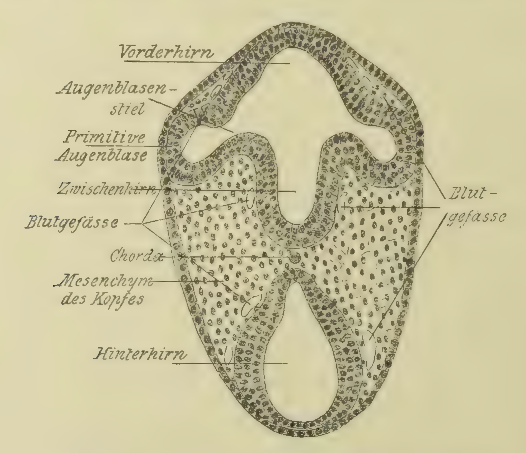


Fig. 85. Querschnitt durch den Kopf des Hundeembryos in Fig. 64. Vergrösserung $^{50}/_{1}$.

der Vorderhirnwand, dann aber nach der Scheidung in secundäres Vorderhirn und Zwischenhirn mit dem letzteren verbunden sind, ist S. 69 beschrieben. Die Höhle der primitiven Augenblase communicirt demnach zunächst durch den in der Axe des Augenblasenstieles verlaufenden Gang mit dem dritten Hirnventrikel (s. Fig. 61). Die primitiven Augenblasen liegen mit ihrem lateralen Pole anfänglich dem Hornblatte dicht an (Fig. 85), sehr bald aber schiebt sich eine dünne Mesenchymschichte zwischen beide ein.

Gegenüber dem lateralen Pole liegt der in den Augenblasenstiel übergehende mediale Pol; ausserdem kann man eine dorsale und ventrale convexe Hälfte der primitiven Augenblase unterscheiden.

Diese Blasenform wird aber sehr bald abgeändert, da sich der laterale Pol einstülpt (Fig. 86). Ueber dieser Einstülpung verdickt sich das Horn-

blatt und bildet eine kleine Grube, die Linsengrube, deren Ränder mit dem Hornblatt noch längere Zeit zusammenhängen. Diese Uebergangsstelle engt sich ein. Die Linsengrube wird dadurch zum Linsensäckchen, das durch eine enge Oeffnung vorübergehend auf dem

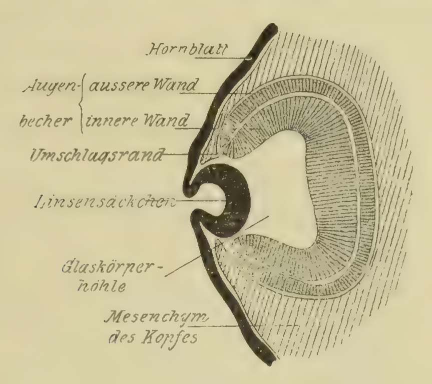


Fig. 86. Schema zur Bildung des Augenbechers und der Linse.

Hornblatte ausmündet, später schnürt es sich unter Verwachsung der Ränder dieser Oeffnung vom Hornblatt ab. Die Linse ist also eine durch Abschnürung vom Hornblatte gelieferte epitheliale

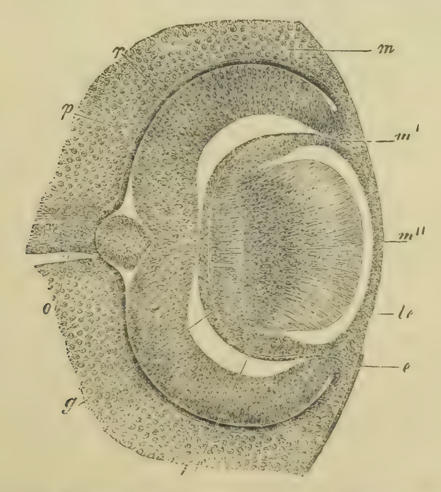


Fig. 87. Auge eines Kaninchenembryos von 14 Tagen im Horizontalschnitte. Vergrösserung $^{65}/_{1}$. Nach v. Kölliker.

o Opticus, *p* Pigmentschichte der Netzhaut, *r* Retina, *g* Glaskörper, *l* hintere Wand der Linse oder Anlage der Linse, *le* vordere Wand der Linse oder späteres Epithel der Linsenkapsel, zwischen beiden Rest der Höhle der Linsenblase. *m* Mesenchym um die secundäre Augenblase noch ohne Andeutung von Sclera und Charioidea, *m'* Stelle wo dieses Mesenchym mit der mesenchymatösen Umhüllung der hinteren Wand der Linse oder dem Glaskörper zusammenhängt, *m''* dünne Mesenchymlage vor der Linse = Anlage der Pupillarmembran und zum Theil auch der Cornea. Das Epithel vor dem Auge (späteres Conjunctival-Epithel) ist bis auf einen kleinen Rest bei *e* abgefallen.

Bildung. Die anfänglich überall ziemlich gleiche Dicke der Linsenwand wird durch Verlängerung der Zellen an der medialen Wand geändert. Dieselben wachsen nämlich zu Linsenfasern aus und bilden eine gegen die Linsenhöhle halbkugelig vorspringende Verdickung (Fig. 87). Die in der Mitte dieser Verdickung gelegenen längsten Fasern sind senkrecht auf die äussere Linsenwand gestellt, die mehr peripher gelagerten dagegen krümmen sich concav gegen den Linsenäquator zu (Bogenfasern) und gehen in der Uebergangszone in die cubischen und dann flachen Zellen der lateralen Linsenwand über. Alle Linsenfasern besitzen im Gegensatze zum erwachsenen Thier in der embryonalen Linse Kerne. Die langauswachsenden Linsenfasern berühren schliesslich die innere Fläche der cubischen die laterale Linsenwand bildenden Zellen; die Linsenhöhle schwindet dann und die Linse wird solid.

Auf diesen soliden Linsenkern werden dann noch weitere Fasern seitens der am Aequator gelegenen Uebergangszone aufgelagert, wodurch die Linse an Grösse beträchtlich zunimmt.

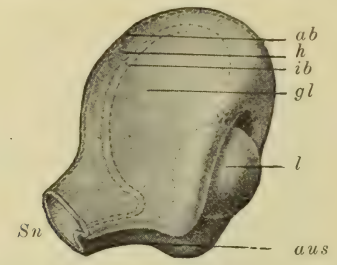


Fig. 88. Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper. *ab* äussere Wand des Augenbechers; *ib* innere Wand desselben; *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, der später völlig verschwindet; *Sn* Augenblasenstiel, von unten her rinnig eingestülpt; *aus* Augenblasenspalte; *gl* Glaskörper; *l* Linse.

Die Linsenkapsel ist eine cuticulare Ausscheidung der Linsenfasern; das Epithel der Linsenkapsel besteht aus den abgeflachten Zellen, welche die äussere Linsenwand bildeten.

Die eingestülpte äussere Wand der primitiven Augenblase geht am »Umschlagsrande« in die nicht eingestülpte mediale Wand über. Die primitive Augenblase ist somit in die Form eines Bechers mit doppelter Wand übergeführt worden, in dessen Höhlung die Linse liegt; den Griff des Bechers bildet der Augenblasenstiel.

Die untere Wand der primitiven Augenblase wird durch ein gefässhaltiges Gallertgewebe, die Glaskörperanlage, ebenfalls eingestülpt. Durch diese, auch auf die untere Fläche des distalen Theiles des Augenblasenstieles übergreifende Einstülpung erscheint der Becher an seiner unteren Fläche geschlitzt. Dieser Schlitz ist die fötale Augenspalte. Ihre Ränder gehen lateral in den Umschlagsrand des Augenbechers (den Becherrand) über (Fig. 88), medial dagegen verlängern sie sich rinnenförmig und verflachen sich. Zugleich bilden sie den Uebergangstheil der eingestülpten unteren Wand des früher röhrenförmigen Augen-

blasenstiels in die nicht eingestülpte obere. Der Augenblasenstiel ist somit in eine doppelwandige, nach unten offene Rinne umgewandelt worden.

Die beiden Wände des Augenbechers, die innere nicht eingestülpte und die äussere eingestülpte, sind von epithelialem Bau und umfassen jetzt mit ihrem Umschlagsrande die Linse, mit der Augenspalte dagegen den einwachsenden Glaskörper. Die Ränder der Augenspalte nähern sich, verwachsen und schliessen die Augenspalte ab.

Bestehenbleiben der Augenblasenspalte findet sich als Hemmungsbildung und wird als Colobom bezeichnet.

Bei Beginn der Linsenbildung sind die beiden Blätter des Augenbechers noch durch einen weiten Zwischenraum getrennt, der durch



Fig. 89. Sagittalschnitt durch den Augenbecher eines 27 Tage alten Schafembryos. Vergrösserung ca. $^{45}/_{1}$.

den im Augenblasenstiel verlaufenden Canal mit dem dritten Hirnventrikel communicirt. Der zwischen Linse und äussere Wand des Augenbechers einwachsende Glaskörper presst die eingestülpte äussere Becherwand mehr und mehr an die innere an. Dadurch wird der Rest der in der primären Augenblase befindlichen Höhle völlig verdrängt und beide Blätter liegen schliesslich dicht aneinander (Fig. 89.) Der eingewucherte Glaskörper füllt dann den ganzen Raum zwischen hinterer Linsenwand und eingestülpter Wand des Augenbechers aus, setzt sich aber auch in die Rinne im doppelwandigen Augenblasenstiel fort und liegt nach Verwachsung der Rinnenränder als bindegewebiger, die Arteria centralis nervi optici enthaltender Strang in der Achse des jetzt soliden Augenblasenstieles. Das gefässhaltige Gallertgewebe des Glaskörpers bildet in Gestalt eines gefässhaltigen Sackes einen Er-

nährungsapparat für die rasch wachsende selbst aber gefässlose Linse, die Gefässhaut oder Tunica vasculosa lentis, welche sich nach der Geburt zurückbildet und dem erwachsenen Thiere fehlt.

Die Gefässe derselben entstammen der Art. capsularis aus der Art. centralis retinae und verlaufen über den Linsenäquator nach dem Centrum der äusseren Linsenfläche (Figg. 90 u. 91). Hier biegen sie in feinen Schlingen um und gehen nach Ausbildung der Iris Anastomosen mit deren Gefässen in der Nähe des Pupillarrandes ein, durch welche ihr Blut abfliesst. Der dicht hinter der Pupille sichtbare, die vordere Linsenfläche überziehende Theil der Gefässhaut wird auch als membrana pupillaris bezeichnet. Anomalerweise besteht die Gefässhaut der Linse noch längere Zeit nach der Geburt. Die in solchen Fällen hinter der Pupille auffallende membrana pupillaris veranlasst dann die sogenannte Atresia pupillae congenita. Der bei Wiederkäuern meist sehr deutliche Canalis hyaloideus des Glaskörpers ist

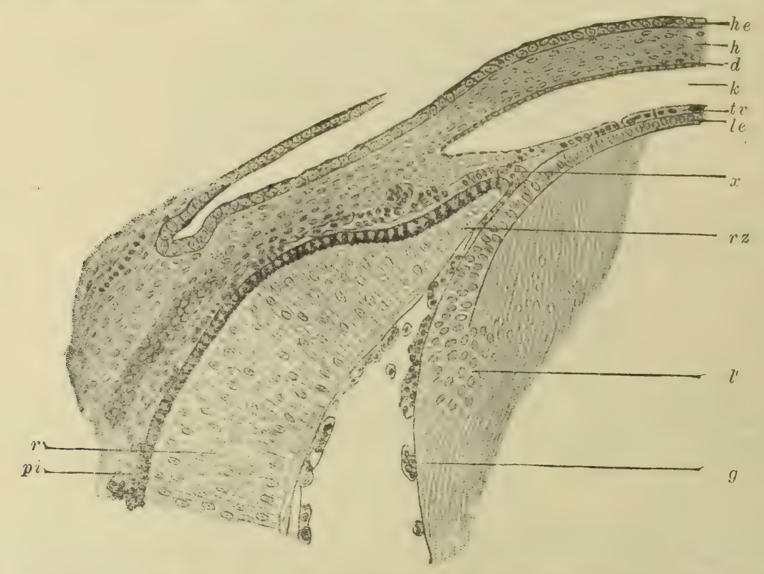


Fig. 90. Ein Theil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuseembryos nach Kessler aus O. Hertwig's Entwicklungsgeschichte.

Man sieht einen Theil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer.

pi Pigmentepithel des Auges, *r* Retina, *rz* Randzone des Augenbechers, *g* Gefässe des Glaskörpers in der Gefässkapsel der Linse, *tv* Tunica vasculosa lentis, *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis, *l'* Uebergang des Linsenepithels in den Linsenfasern, *le* Linsenepithel, *k* Augenkammer, *d* Descemetische Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel. Mittelstarke Vergrösserung.

das noch im erwachsenen Individuum vorhandene Ueberbleibsel der obliterirten Arterie der Linsenkapsel.

Aus dem secundären Augenbecher gehen die Netzhaut mit der Pigmentschichte der Retina oder dem Tapetum nigrum, hervor. Die Sclera und Chorioidea mit dem sogenannten »Tapetum« sind Producte des Mesenchyms.

Die vom Hornblatt abgeschnürte Linse wird von einer zarten

Mesenchymkapsel umhüllt, welche rasch an Dicke zunimmt und sich in zwei Lagen trennt. Die eine überzieht in bereits erwähnter Weise die vordere Linsenfläche als Membrana pupillaris, die andere wird Hornhaut und ist durch einen Spalt, die vordere Augenkammer, welche mit dem Auftreten der Iris an Geräumigkeit zunimmt, von der membrana pupillaris getrennt (Fig. 90).

Die einschichtige epitheliale nicht eingestülpte Wand des Augenbechers wird durch sehr früh, zuerst vom Rande des Augenbechers her, auftretende Pigmentkörnchen intensiv schwarz gefärbt und damit zur Pigmentschichte der Netzhaut.

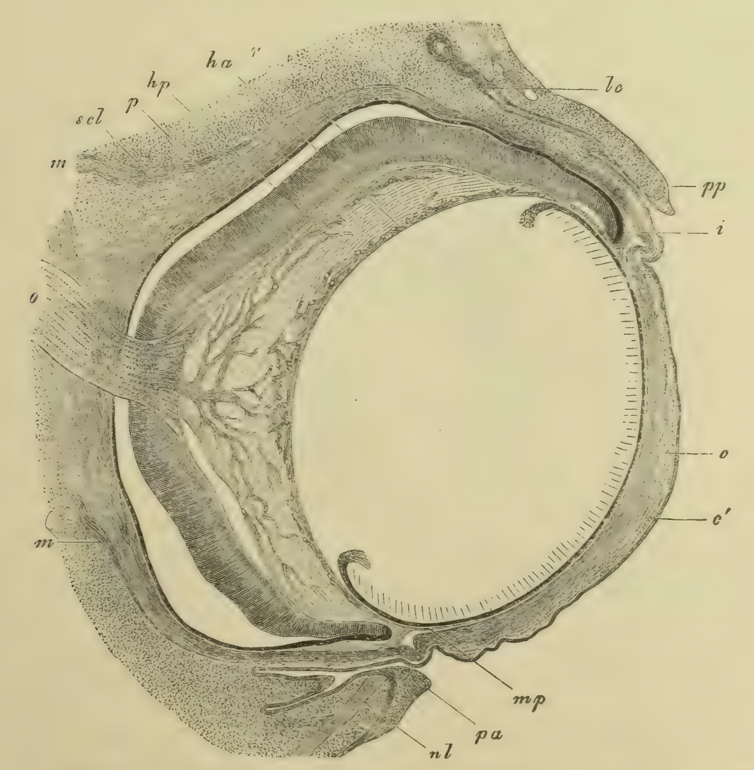


Fig. 91. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryos von 3,5 *cm* Länge. Vergrösserung ca. $^{30}/_{1}$. Nach v. Kölliker.
o Opticus (die Punkte und Striche bedeuten die Kerne der Stützsubstanz), *ha* Vasa hyaloidea anteriora s. capsularia, *hp* Vasa hyaloidea propria s. posteriora, *p* Tapetum nigrum, *r* Retina mit der Ausbreitung des Opticus an ihrer inneren Fläche; *m* musculi recti, *scl* Sclera, *lc* Thränendrüsenanlage, *pp* hintere (laterale) Augenlidcommissur, *pa* vordere (mediale) Augenlidcommissur, *nl* Canaliculus lacrymalis, *mp* membrana pupillaris, *i* Iris, *c* Cornea (tiefe Lage, sclerale Schicht); *c'* Cornea oberflächliche cutane Lage mit dem Epithel. Die Falte einwärts von der Commissura medialis der Lider ist die Plica semilunaris oder Nickhaut.

Die Netzhaut selbst geht aus der eingestülpten, dem Glaskörper zugekehrten Wand des Augenbechers dadurch hervor, dass sich deren

ursprünglich epitheliale Zellen zuerst schichten und dann wie die Zellen der Hirnwand, als deren Ausstülpung ja die Netzhautanlage aufzufassen ist, sich in Spongioblasten und Neuroblasten scheiden.

Complicirtere Vorgänge am Augenbecherrande führen zur Bildung der Iris mit der Pupille und des Ciliarkörpers. Dadurch dass die Zellen des eingestülpten Blattes am Becherrande aus der cylindrischen Form in die cubische übergehen und eine einfache Lage bilden, verdünnt sich der Becherrand; gleichzeitig schiebt er sich in die vordere Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche ein. Er bildet so die Pigmentschichte der Iris, denn auch in ihm lagern sich jetzt wie in der äusseren Schichte, Pigmentkörnchen ab.

Mangelhafte Ablagerung derselben bedingt die als Glas- oder Birkauge bekannten Irisfärbungen. Bei albinotischen Thieren fehlt das Pigment gänzlich und die Iris erscheint dann in Folge der durchschimmernden Blutfarbe roth.

Die von der Irisanlage umgrenzte runde (Hund, Schwein) querovale (Pferd, Wiederkäuer) oder senkrecht schlitzförmige (Katze) Spalte ist die Pupille. Mit der Epithelschicht wächst auch die ihr nach

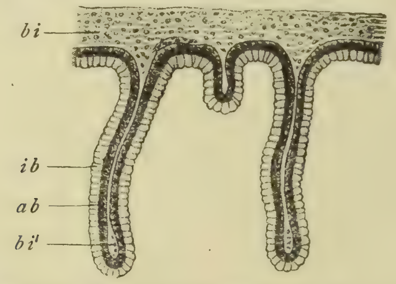


Fig. 92. Ciliarfalten vom Kaninchenembryos von 10 *cm* nach Kessler. Aus O. Hertwigs Entwicklungsgeschichte.

Man sieht die durch Faltung des Augenbechers entstandenen Ciliarfortsätze. *bi* bindegewebiger Theil des Ciliarkörpers, *ib* inneres Blatt, *ab* äusseres pigmentirtes Blatt des Augenbechers, *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

aussen aufliegendeMesenchymlage und verdickt sich gleichzeitig. Aus ihr geht das an Gefässen und glatten Muskelfasern (Sphincter und Dilatator Iridis) reiche, eigentliche Irisstroma hervor. Der nach hinten an das Pigmentblatt und den Linsenäquator angrenzende, auch zur verdünnten Randzone des Augenbechers gehörige Theil wächst mit dem zugehörigen gefässhaltigen Mesenchym energisch in die Fläche und legt sich mit der epithelialen Doppellamelle des Bechers in radiäre den Linsenäquator umgebende Faltenkämme, deren Gesammtheit zum Ciliarkörper wird.

Diese Falten nehmen durch Wucherung des zwischen ihren Epithelblättern enthaltenen gefässhaltigen Bindegewebes an Dicke zu und verbinden sich unter Ausbildung der Zonula Zinnii, deren Entstehung noch weiterer Untersuchung bedarf, mit der Linsenkapsel.

Wir haben die Netzhaut in einem Entwicklungsstadium verlassen, in welchem ihr Bau der embryonalen Hirnwand glich.

Durch die Scheidung in Spongioblasten und Neuroblasten differenzirt sich die anfänglich epitheliale Netzhautanlage 1. in das spätere Neurospongium oder Stützgerüste der Netzhaut (die Müller-schen Stützfasern und die »innere« und »äussere reticuläre Schichte«). An den beiden Flächen der epithelialen Netzhautanlage treten ferner als feine cuticulare Grenzschichten die glaskörperwärts gelegene Limitans interna und gegen die Pigmentschichte zu die Limitans externa auf. 2. Die Neuroblasten werden unter vielfachen Verschiebungen a) zu den nervösen Elementen (den Nervenzellenschichten und Nervenfaserschichten) und b) zu den Neuroepithelien der Netzhaut. Die Elemente der als Neuroepithel zu deutenden »äusseren Körnerschichte« treiben nämlich Fortsätze, welche der Pigmentschichte zugekehrt sind und die Grenze der Limitans externa überschreitend zu den Stäbchen und Zapfen werden. An der Oberfläche der Stäbchen und Zapfen entstehen die »Aussenglieder« als cuticulare Abscheidungen und die Stäbchen und Zapfen senken sich in kleine Vertiefungen der polygonalen Pigmentzellen des Tapetum nigrum ein.

Bei den blindgeborenen Jungen der Raubthiere sollen sich Stäbchen und Zapfen im Gegensatze zu den sehend geborenen Hufthieren erst nach der Geburt entwickeln.

Ausser dem Neurospongium enthält die fertige Netzhaut noch spärliche bindegewebige Elemente, welche mit den Aestchen der in der Nervenfaserschicht sich verzweigenden, bei dem Pferde und der Katze aber nur wenig über die Sehnervenpapille hinausreichenden Arteria centralis retinae eindringen.

Jetzt erst kann man an der Netzhaut einen eigentlichen lichtpercipirenden nervösen und den nur aus Neurospongium bestehenden und der nervösen Theile entbehrenden Ciliar- oder Iristheil, in welchem nur vereinzelte Neuroblasten, die, wie es scheint, vorübergehend auftreten und später zu Grunde gehen, von einander abgrenzen. Ersterer setzt sich gegen letzteren durch die Ora serrata ab.

Auch an der Chorioidea oder Aderhaut lassen sich jetzt ausser ihrer Schichtung in die Venen- und Capillarschichte und das »Tapetum« deutlich die eigentliche Aderhaut und das Corpus ciliare nebst Iris, sowie die in letzterer gelegenen Muskeln unterscheiden.

Aderhaut und Choriocapillaris entstehen aus dem den Grund des Augenbechers umschliessenden gefässhaltigen Mesenchym als zwei leicht trennbare und nur am Ciliarkörper fest zusammenhängende gefässhaltige pigmentirte Bindegewebsplatten, deren äussere durch die lockere und pigmentirte Lamina fusca an die Sclera angeheftet ist. Das zwischen Venen- und Capillarschichte der Chorioidea gelegene blausilberige (Wiederkäuer) oder grüngoldige (Fleischfresser) dem Schweine fehlende »Tapetum« bedarf hinsichtlich seiner Entwicklung noch genauerer Untersuchung.

Der Nervus opticus entsteht nicht aus dem epithelialen Augen-

blasenstiel, sondern dieser bildet nur eine Art Stützgewebe, in welchem die Nervenfasern des Opticus theils aus den Ganglienzellen der Netzhaut zum Gehirn und wahrscheinlich auch vom Gehirn her gegen die Netzhaut einwachsen. Der so entstandene »Sehnerv« ist von einer doppelten Bindegewebshülle umscheidet, deren innere gefässhaltige Lage als Gefässscheide die Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa des Gehirns verbindet. Das äussere derbere Blatt dagegen geht als Fortsetzung der Meninx fibrosa (Duramater) in die derbe Sclera des Bulbus über, welche lange Zeit als eine dünne Bindegewebskapsel dicht mit der Aderhaut verwachsen ist und erst spät als selbständige Bildung erscheint. Auch in den Sehnerven dringen, ähnlich, wie ins Centralnervensystem, später gefässhaltige Bindegewebszüge aus der Gefässscheide ein und umspinnen seine einzelnen Faserbündel sowie sein aus dem Augenbecherstiel ableitbares Stützgewebe.

Von den Schutz- und Nebenorganen des Auges entstehen die

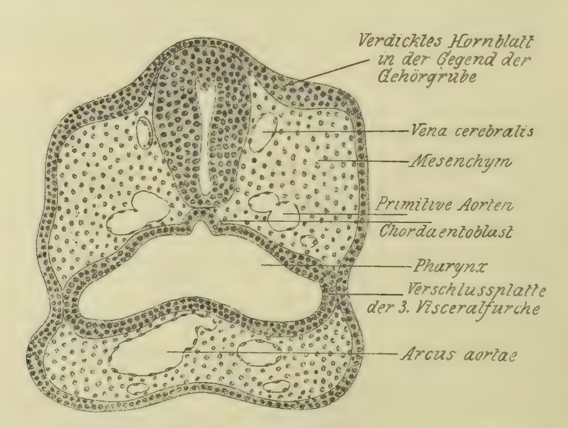


Fig. 93. Querschnitt durch den Kopf des in Fig. 180 abgebildeten Schafembryos von 17 Tagen und 22 Stunden in der Gegend der Gehörgrübchen. Vergr. $^{90}/_{1}$.

Lider ziemlich früh in Gestalt zweier von oben und unten über die Hornhaut wachsender Cutisfalten (Fig. 91). Das innere Blatt der Lidfalten schlägt sich am Fornix auf die vordere Bulbusfläche um, wird Schleimhaut und heisst Bindehaut des Auges. Die zwischen den freien Lidrändern befindliche Lidspalte wird durch Epithelwucherungen von den Lidrändern aus verschlossen. Durch das Hervorsprossen der Cilien wird dieser Verschluss entweder sofort nach der Geburt (Hufthiere) oder einige Zeit später (Raubthiere) gelöst. Neuere Untersuchungen lassen die Lösung der Augenlider beim Hunde durch einen Verhornungsprocess in der Richtung von aussen nach innen bedingt sein, der in wenigen Tagen nach der Geburt abläuft und zur Bildung einer breiten verhornten Platte zwischen den Lidern führt.

Die Meibom'schen Drüsen bilden sich noch während der Verklebung der Lidränder nach Art der Talgdrüsen durch zapfen-

förmige Wucherungen der Stachelschichte der Epidermis vom Lidrande aus mit secundärer Sprossenbildung. Ihre Lichtung entsteht durch fettige Degeneration der in der Drüsenachse gelegenen Zellen. Gleichzeitig mit ihnen legen sich auch die Cilien nach Art der übrigen Haare an.

Das dritte Augenlid oder die Nickhaut entsteht als senkrechte Conjunctivalfalte im medialen Augenwinkel (Fig. 91). In ihm entwickeln sich Talgdrüsen und die nach dem Typus der Thränendrüse gebaute Hardersche Drüse, zu welcher beim Schwein noch eine grosse Talg-

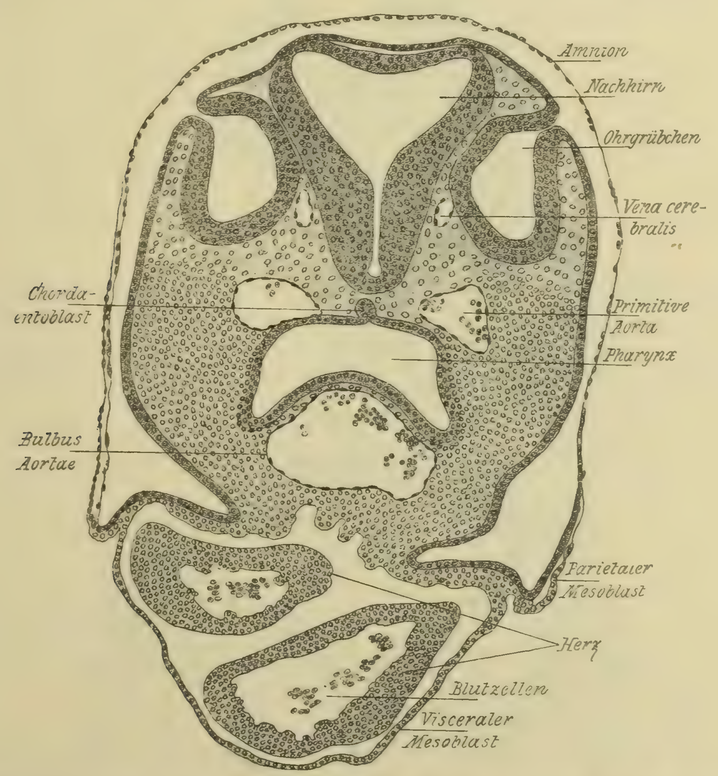


Fig. 94. Querschnitt durch den Kopf eines Hundeembryos (von der Entwicklungsstufe wie der in Fig. 64 abgebildete) in der Höhe der Gehörgrübchen. Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

drüse, die Nickhautdrüse, kommt. Sämmtliche Drüsenbildungen zusammen veranlassen eine kugelige Prominenz der Nickhaut oder die Caruncula lacrymalis. In der Bindegewebsplatte des dritten Augenlides auftretende Knorpelzellen führen zur Bildung des Blinzknorpels.

Die Thränendrüse entsteht durch Wucherung des Epithels am Fornix conjunctivae. Der vom medialen Augenwinkel in die Nasenhöhle führende Thränennasengang (Fig. 91) legt sich in Gestalt der schon bei der Bildung des Gesichtes (Fig. 66) erwähnten Thränenfurche an.

Ihre Ränder biegen sich zusammen und bilden so eine solide äusserlich nur durch eine feine Furche erkennbare Epithelleiste, die sich vom Oberflächenepithel abschnürt und durch Auflösung ihrer axialen Zellen zu einem Canal wird.

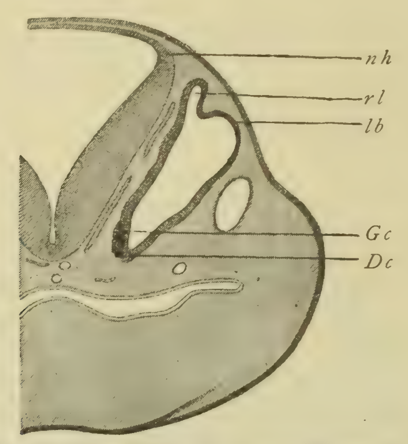


Fig. 95. Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schafembryo von 1,3 *cm* Länge; nach Böttcher. Vergrösserung $^{30}/_{1}$. Aus O. Hertwig's Entwicklungsgeschichte.
nh Wand des Nachhirns, *rl* Recessus labyrinthi, *lb* Labyrinthbläschen, *Gc* Ganglion cochleare, das einem Theil des Labyrinthbläschens *(Dc)* anliegt, der zum Schneckengang auswächst.

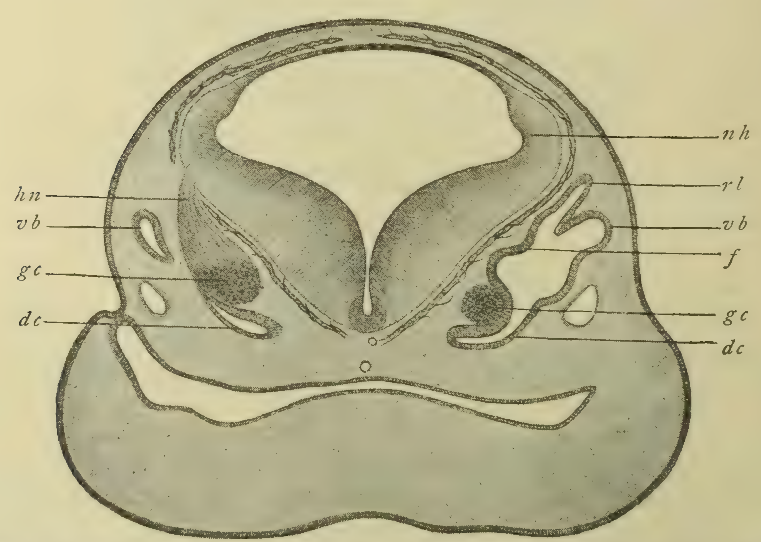


Fig. 96. Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 *cm* langen Schafembryo in der Gegend der Labyrinthblase, auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nasal fallender. Nach Böttcher aus O. Hertwigs Entwicklungsgeschichte.
hn Hörnerv; *vb* verticaler Bogengang; *gc* Ganglion cochleare (spirale); *dc* Ductus cochleares; *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird; *rl* Recessus labyrinthi; *nh* Nachhirn.

Von den Thränenröhrchen entsteht das obere aus dem Anfangsstück der aus der Thränenfurche hervorgegangenen Epithelleiste, das untere sprosst aus dem oberen hervor.

2. Gehörorgan.

Von den zum Gehörorgan zusammentretenden Theilen ist das die Endausbreitung des Hörnerven enthaltende häutige Labyrinth mit seinen Neuroepithelien, den Hörzellen, der wichtigste. Als seine erste Anlage bemerkt man, ehe sich die anderen Theile anlegen, rechts und links vom Nachhirn und dorsal von der ersten Visceralspalte eine

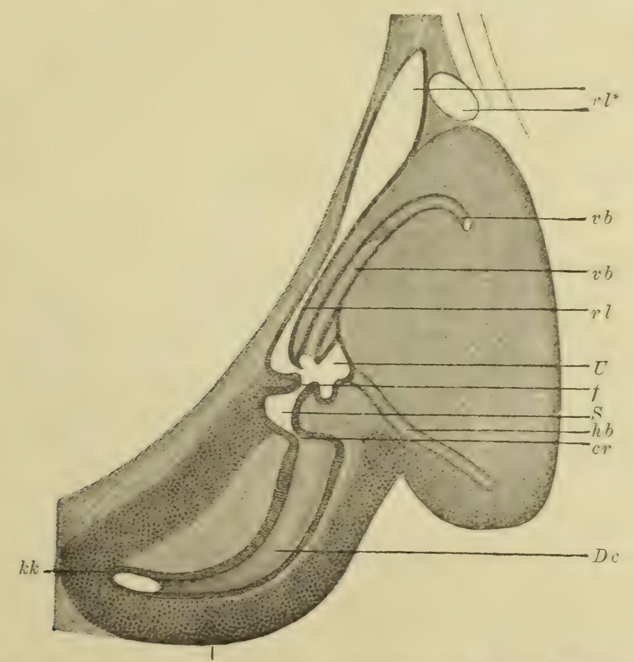


Fig. 97. Nach 2 Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,8 *cm* langen Schafembryos Nach **Böttcher** aus O. **Hertwig's** Entwicklungsgeschichte.

rl Recessus labyrinthi; *rl** ampullenartige Erweiterung desselben; *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang; *U* Utriculus; *S* Sacculus; *f* Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird; *cr* Canalis reuniens; *Dc* Ductus cochlearis; *kk* Knorpelkapsel der Schnecke.

rundliche Verdickung des Hornblattes, welche sich bald grubenförmig einsenkt (Figg. 93 und 94).

Unter dem Grunde des Grübchens bemerkt man bald eine ganglïöse Auftreibung. Das Grübchen vertieft sich, seine Ränder verwachsen und das nun geschlossene epitheliale Säckchen, löst seinen Zusammenhang mit dem Hornblatt, rückt in die Tiefe und wird allseitig von Mesenchym umwachsen. Damit ist das Hörbläschen oder die Grundlage des Labyrinthes gebildet worden (Fig. 95).

Die spätere complicirte Form des Labyrinthes entsteht durch Faltenbildung und Abschnürung der Säckchenwand. Zunächst bildet sich eine dorsal gerichtete Ausbuchtung der Recessus labyrinthi, der sich beträchtlich verlängert und verengt, während sein blindes Ende sich blasenförmig erweitert (Figg. 95, 96 und 97).

In ventraler Richtung streckt sich das Hörbläschen und treibt einen zweiten Fortsatz, die erste Anlage des medialwärts gekrümmten Schneckenganges oder des Ductus cochlearis, dessen concaver Seite die erwähnte gangliöse Anschwellung sich anschmiegt.

Eine an der medialen Seite einspringende Falte scheidet nachträglich einen dorsalen Abschnitt oder den späteren Utriculus mit den halbzirkelförmigen Canälen von dem ventralen Theile, aus dem das Säckchen und die Schnecke sich bilden

Die drei halbcirkelförmigen Canäle oder Bogengänge legen sich als dünne scheibenartige Ausstülpungen der Wand des Gehörbläschens an. Die beiden Epithelblätter dieser flachen taschenartigen Ausstülpungen verkleben miteinder und nur der freie bogenförmige

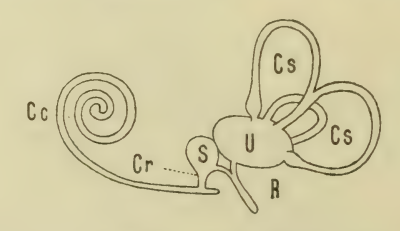


Fig. 98. Schema des häutigen Labyrinthes. Nach Waldeyer.
U Utriculus; *S* Sacculus; *Cr* Canalis reuniens; *Cc* Schnecke; *Cs* Bogengänge.

Rand der Ausstülpung erweitert sich. So entstehen bogenförmige, an zwei Stellen in die Säckchenlichtung mündende Canäle. Der mittlere solide plattenartige Theil der Ausstülpung, der wie eine Art Gekröse die Bogengänge mit der Säckchenwand verheftet, wird vom Bindegewebe durchwachsen und schwindet. Die beiden senkrecht gestellten halbcirkelförmigen Canäle legen sich zuerst und zwar aus einer einzigen grösseren taschenförmigen Ausstülpung an. Ihre beiden freien Mündungen in das Säckchen erweitern sich zu den Ampullen. Der horizontale Bogengang entsteht später unabhängig von den vorigen und bildet an seinen beiden Enden je eine Ampulle aus.

Der Rest der dorsalen Abtheilung des Gehörbläschens nach Ausbildung der halbzirkelförmigen Canäle heisst nun Utriculus.

Der ventrale Abschnitt des Gehörbläschens sondert sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung vom Utriculus und beide communiciren schliesslich nur noch durch ein enges Canälchen, den canalis utriculo-saccularis. Die Einschnürung liegt an der Stelle des Labyrinthbläschens, von welcher der Labyrinthanhang entspringt.

Es muss also die Einmündung des letzteren im Bereiche des Canalis utriculo-saccularis etwa in der Mitte desselben liegen. Der Labyrinthanhang, Recessus Labyrinthi, gabelt sich in seinem Anfang in zwei feine Röhren, deren eine in den Sacculus, deren andere in den Utriculus führt.

Eine weitere Einschnürung gliedert den Sacculus von dem sich bildenden Schneckengang ab. Der Zusammenhang beider wird durch den engen Canalis reuniens hergestellt. Die ursprünglich nur gekrümmte Schneckenganganlage rollt sich im Mesenchym in immer enger werdenden Spiraltouren zur Schnecke auf. Hand in Hand mit diesen Veränderungen differenzirt sich auch das Epithel des Gehörbläschens in eine aus flachen oder cubischen Zellen bestehende, die halbcirkelförmigen Canäle, den Sacculus, den Utriculus, den Labyrinthanhang

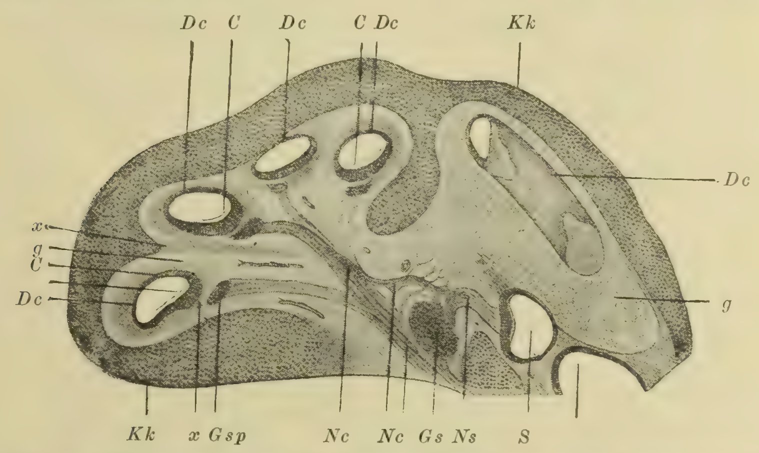


Fig. 99. Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 *cm* langen Schafembryos. Vergrösserung 39. Nach Böttcher. Aus O. Hertwig's Entwicklungsgeschichte. *Kk* Knorpelkapsel der Schnecke; *S* Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (*Ns*) *Gs* das mit dem Schneckennerven (*Nc*) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern *Ns* für den Sacculus entspringen; *Gsp* Ganglion spirale; *Dc* Ductus cochlearis; *C* Corti'sches Organ desselben; *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis; *x* dichtere Bindegewebsschichten.

und die Schnecke überziehende Epitheltapete, während andere als Neuroepithelien, als die Hörzellen, sich zu cylindrischen oder spindeligen Formen verlängern, am freien Ende die Hörhaare treiben und mit diesen in die Endolymphe hineinragen. Durch die Gliederung des Hörbläschens in verschiedene Abschnitte wird auch das Hörepithel in seine einzelnen Abschnitte zerlegt, zu denen der Hörnerv hinzieht.

Man hat das Hörepithel der Macula acustica im Sacculus und utriculus, das der Crista acustica der Ampullen sowie der halbzirkelförmigen Canäle und endlich das besonders complicirt angeordnete im Schneckengang zu unterscheiden, wo es zu einem spiraligen Bande auswächst und Cortisches Organ heisst.

Durch diese Sonderung des Hörepithels wird auch der mit ihm verbundene Hörnerv in einzelne Zweige (N. vestibuli, zu den maculae, und cristae und den N. cochlearis) zerlegt. Mit der Verlängerung des Schneckenganges wächst das Ganglion cochleare ebenfalls zu einer dünnen Ganglienzellenschicht aus, die als Ganglion spirale bis zum blinden Ende des Ganges reicht. Auch die Nervenfasern des Hörnerven sollen von den Ganglien aus centralwärts auswachsen.

Das vom Hornblatt abgeschnürte Hörbläschen ist in ein weiches Mesenchym eingebettet, welches sich allmählich in drei Schichten sondert, nämlich in eine die Epitheltapete dicht umhüllende, dünne gefässhaltige Bindegewebslamelle, die mit derselben das häutige Laby-

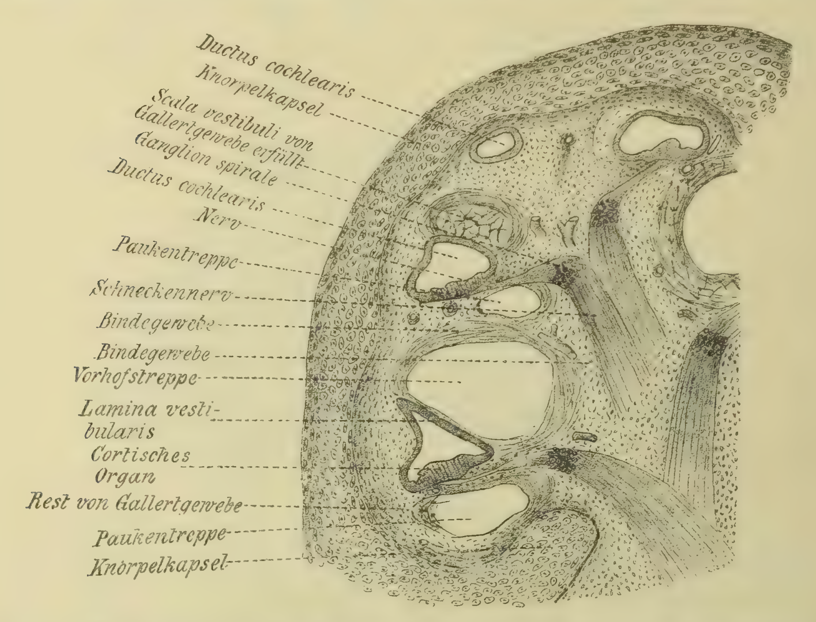


Fig. 100. Theil eines Durchschnittes durch das Labyrinth eines 9 *cm* langen Katzenembryo. Nach Böttcher. Schwache Vergrösserung.

rinth bildet, und in ein Gallertgewebe, durch dessen spätere Resorption die perilymphatischen Räume und an der Schnecke die Treppe des Vorhofs und der Pauke entstehen. Die peripherste Lage endlich bildet eine Knorpelhülse, durch deren Verknöcherung das knöcherne Labyrinth gebildet wird (Fig. 100).

Das Mittelohr entwickelt sich aus dem sich schliessenden dorsalen Theil der ersten Visceralfurche und ihrer Umgebung. In die Verschlussmembran wächst zwischen die beiden sie bildenden ectoblastischen und entoblastischen Epithelschichten auch noch eine Bindegewebsplatte ein. So entsteht das zuerst sehr dicke, später sich verdünnende und durchscheinende Trommelfell, an dessen Ausbildung aber ausser der Verschlussmembran der ersten Visceralfurche noch

die angrenzenden Theile des 1. und 2. Visceralbogens betheiligt sind. Das die Paukenhöhle und Tuba (siehe weiter unten) ursprünglich ausfüllende Gallertgewebe schwindet bei den Raubthieren, den Wiederkäuern und dem Schweine erst nach der Geburt.

Von den zu beiden Seiten der Verschlussmembran bestehenden Buchten wird die mediale, rachenwärts gelegene, oder der Sulcus tubotympanicus zum Mittelohr. Sie treibt nämlich eine dorsolateral und rückwärts gerichtete Ausstülpung, die sich zwischen Labyrinth und die Verschlussstelle der ersten Schlundspalte als flacher Hohlraum einschiebt, der als Paukenhöhle von dem röhrigen Rest des Sulcus tympanicus oder der Ohrtrompete scharf unterschieden werden kann.

Die Bildung der Gehörknöchelchen wird bei der Bildung des Visceralsceletes des Schädels beschrieben werden.

Die nachträglich in der Paukenhöhle liegenden Organe (Gehörknöchel, Chorda tympani) liegen ursprünglich über und hinter der Paukenhöhle ausserhalb des Trommelfells und werden erst später in dasselbe eingestülpt. Die Cellulae mastoideae erhalten erst nach der Geburt durch Gewebsresorption ihre volle Ausbildung. Die Membran des runden Fensters ist eine unverknorpelte und bindegewebig gebliebene Stelle.

Die erste Anlage des äusseren Ohres geschieht in Gestalt eines Systems von Höckern im Bereiche des ersten und zweiten Visceralbogens an der Aussenseite der ersten Visceralfurche und zwar an deren ventralem Umfange. Siehe die Fig. 65, 66, 67 und 74.

Erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung rückt die Anlage des äusseren Ohres durch das stärkere Wachsthum der medianen Verbindungsstücke der beiden ersten Visceralbogen dorsalwärts an seine definitive Stelle ungefähr in der Mitte der ersten Visceralfurche.

Der Ort der Entstehung erklärt die als Hemmungsbildung mit Fehlen des Unterkiefers (Agnathie) und vielfach auch die Mundöffnung (Astomie) gepaarte namentlich bei Schweinen und Schafen bekannte Synotie, bei welcher die Ohröffnungen nahe der Medianlinie ventral hinter dem Gesichte sich finden.

Die Ohrmuschel entsteht durch höckerige Oberflächenerhebung in der Umgebung der zur Bildung des äusseren Gehörganges führenden Vertiefung. Ganz zuletzt entsteht die anfänglich nach vorne umgeklappte Ohrschaufel, Figg. 68 und 76, deren Spitze sich erst später erhebt und zu der für die betreffenden Typen characteristischen längeren (Hund, Hufthiere) oder kürzeren (Katze) Form auswächst und ihr knorpeliges Stützgerüst erhält.

Der äussere Gehörgang ist beim Embryo durch einen Epithelpfropf verschlossen.

Die Ohrenschmalzdrüsen entstehen nach dem Typus der Knäueldrüsen der Haut.

Ueber die Entstehung des caudalen Theiles des Urnierenganges und der aus ihm sich bildenden bleibenden Niere und des Harnleiters siehe unter: Organe des Mesoblasts beim Harngeschlechtsapparat.

B. Organe und Systeme des Entoblasts.

XI. Kapitel: Darmcanal und Anhangsorgane.

1. Darmcanal.

Die Anlage des Verdauungscanals ist bereits (S. 66 u. 68) bis dahin verfolgt worden, wo derselbe als ein überall ziemlich gleichweites annähernd gerades Rohr den Körper durchzieht (Fig. 60) und durch einen breiten, zwischen den beiden Urnieren gelegenen Mesenchymstreifen, die Gekrösplatte, an die dorsale Rumpfwand angeheftet wird.

Etwa in seiner Mitte communiciert dieser primitive Darm durch den Nabelblasengang mit der Nabelblasenhöhle, an seinem Caudalende dagegen durch die Allantoiswurzel mit der Allantoishöhle.

Mund und Afteröffnung brechen erst nachträglich in den anfänglich

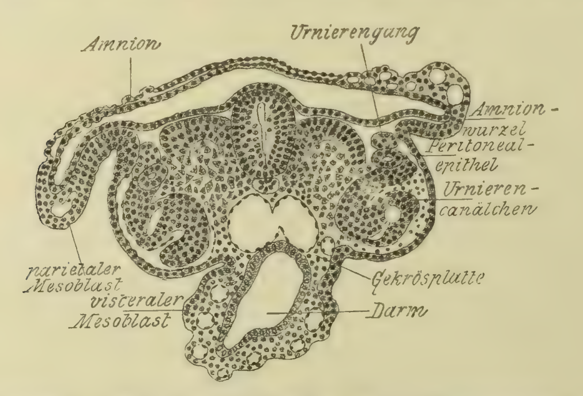


Fig. 101. Querschnitt durch einen Schafembryo mit 14 Segmentpaaren von 16 Tagen und 22 Stunden (durch die Mitte des segmentirten Körpergebietes). Vergr. $^{90}/_{1}$.

an seinen beiden Enden blind geschlossenen Darm durch, indem der Grund der Mundbucht und der After- oder Cloakengrube, die beide durch eine Einstülpung des Hornblattes gebildet werden, einreisst. Die Schleimhauttapete der Mundhöhle und des Afters ist somit ectoblastischer Herkunft.

Mundhöhle und Afterhöhle werden auch als Mund- und Afterdarm bezeichnet. Ersterer weicht bis zu den Arcus glossopalatini, letzterer bildet den äussersten Theil der Cloake oder die anfänglich gemeinsame Mündung des Darm- und Harngeschlechtsystems, später das durch cutane Beschaffenheit seiner Schleimhaut ausgezeichnete Endstück des Mastdarmes und den After.

Der primitive Darm besteht, abgesehen von dem seine Innenfläche überziehenden Epithel (Darmentoblast), aus einer Wand von visceralem Mesoblast, der sich

1. in die Mucosa, Submucosa und Muscularis mucosae,

2. in die Muskelwand oder Muscularis des Darmes und seiner Anhänge und
3. in die Serosa des Darmes und seiner Anhänge differenzirt.

Die oberflächliche Bindegewebslage der Leibeshöhle wird zur Serosa der letzteren.

Mit dem Verschlusse des Leibesnabels sinkt der Darm tiefer in die Leibeshöhle ein und hängt, da sich gleichzeitig die Gekrösplatte im dorsoventralen Durchmesser verlängert und zum Gekröse auswächst, durch letzteres an der dorsalen Wand der Leibeshöhle (Fig. 45). Unter der



Fig. 102. Hundeembryo von 25 Tagen. Vergrösserung 5/1 etwas gestreckt und in Bauchansicht nach v. Bischoff.

d Darmrohr; *ds* Dottersack oder Nabelblase; *al* Allantois; *un* Urniere; *l* die beiden die Lichtung der abgeschnittenen Vena omphalomesenterica umgreifenden Leberlappen; *ve* und *he* vordere und hintere Extremität; *h* Herz; *au* Auge; *g* Geruchsgrübchen; *m* Mund.

Das Darmgekröse ist nicht eingezeichnet.

Chorda enthält der Gekrösansatz die Aorta und besteht nun aus einer die Darmgefässe enthaltenden Bindegewebsplatte, deren beide oberflächliche Lagen sich in Bauchfell umwandeln. Erst mit vollendeter Entwickelung des Zwerchfells wird die Leibeshöhle in eine Brust- und Bauchhöhle und damit auch in deren seröse Auskleidung, das Brust- und Bauchfell geschieden. Die serösen Tapeten der Brust- und Bauchhöhle entstehen also wie der seröse Ueberzug des Darmes und seiner Anhänge in loco auf der Oberfläche der betreffenden Gebilde.

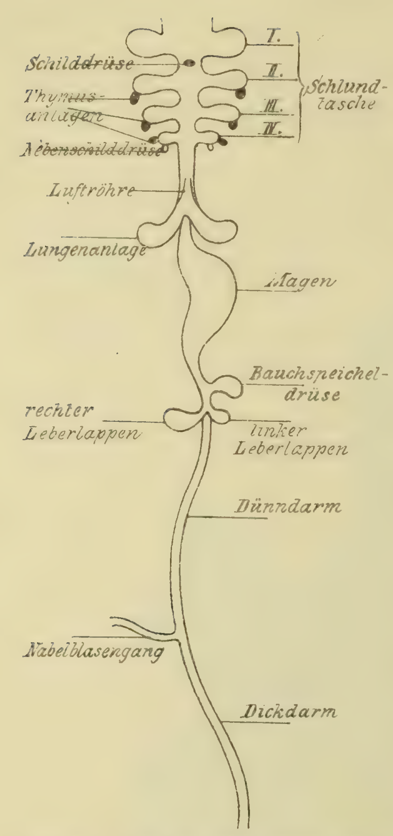


Fig. 103. Schema des Darmes und seiner Anhangsorgane.

Nur im Bereiche des Kopfes und Afters, in welchem die Cölombildung und mit ihr die Spaltung des Mesenchyms in parietalen und visceralen Mesoblast ausbleibt, ist die Wand des Mund- und Afterdarmes in direktem Zusammenhang mit ihrer Umgebung geblieben.

Am fertigen Organismus wird der ganze Verdauungscanal, abgesehen vom Mund- und Afterdarm, eingetheilt: in den Vorderdarm, den Mitteldarm und den Hinterdarm, eine Eintheilung, die auch bei der Schilderung der weiteren Entwicklung des primitiven Darmes zu berücksichtigen ist.

Aus dem Vorderdarm entstehen: der Rachen, die Speiseröhre, der einfache oder zusammengesetzte Magen, nebst dem bis zur Bildungsstelle der Leber oder der Mündung des Gallenganges reichenden Stücke des Duodenums (Fig. 103).

Die Verbreitung des Nervus vagus im Bereiche des Vorderdarmes deutet darauf hin, dass diese ganze Darmstrecke sich aus einem ursprünglich im Bereiche des Kopfes gelegenen Darmabschnitt (ausschliesslich den Munddarm) hervorgebildet hat.

Zum Rachen oder Schlunddarm (Pharynx) wird der Theil des Vorderdarmes, welcher an den Seitenwänden die Schlundtaschen, an seiner ventralen Wand das Herz trägt (s. Figg. 48 u. 94) und, anfänglich fast ganz im Kopfe gelegen, zusammt der Mundhöhle auch Kopfdarm heisst. Seine auf Querschnitten breite und dorsoventral comprimirte Lichtung (s. Figg. 93 u. 94) besitzt mit Ausnahme der Stellen, wo er an die Pleuropericardialhöhle grenzt und von visceralem Mesoblast umscheidet wird, keine besondere Mesoblasthülle, sondern sein Epithel liegt hier der Chorda, dem Mesenchym des Kopfes und der Visceralbogen, sowie theilweise auch den in letzteren verlaufenden Aortenbögen unmittelbar an (s. Figg. 93 u. 94). Erst durch Abspaltung einer Mesenchymlage an der dorsalen Schlundwand und Vorwachsen derselben gegen die Medianlinie erhält er später eine eigene Wand.

Die Speiseröhre nebst der spindelförmigen Magenanlage bleibt anfänglich äusserst kurz und wächst erst mit der Streckung des Embryo und der Ausbildung des Halses, sowie der Brustorgane (Herz und

Lungen) in die Länge. Die Speiseröhre besitzt anfänglich ebensowenig wie der Pharynx eine eigene Wand und erhält dieselbe nachträglich in der für diesen angegebenen Weise. Die Lichtung der Speiseröhre ist in gewissen Entwicklungsstadien durch Epithel verstopft und wird erst nach dessen Lösung durchgängig. Der auf den Magen folgende Theil des Vorderdarmes wird nachträglich durch die ringförmige Pylorusklappe vom Magen, dann erst nach Anlage der Leber und ihres Ausführungsganges vom Mitteldarm abgrenzbar.

Die Anhangsorgane des Vorderdarmes (Thymusdrüse, Schilddrüse, Kehlkopf, Luftröhre, Lunge) werden bei Schilderung der Anhangsorgane des ganzen Darmes besprochen werden.

Mittel- und Hinterdarm.

Mitteldarm und Hinterdarm sind anfänglich nicht als gesonderte Darmtheile voneinander abgrenzbar, sondern bilden noch einen einheitlichen Darmabschnitt, dessen Gliederung sich folgendermassen vollzieht.

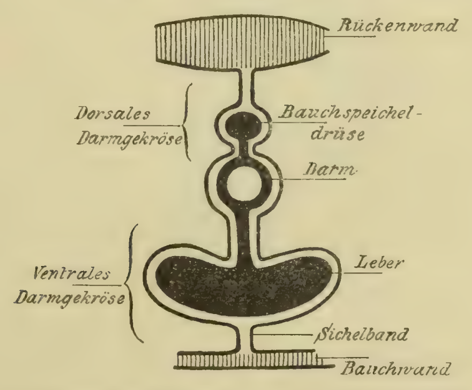


Fig. 104. Schema des Darmquerschnittes in der Lebergegend zur Zeit der ersten Anlage der Leber.

Abgesehen vom Mund- und Schlunddarm hängt die ganze aus der Speiseröhre, dem leicht spindelförmig aufgetriebenen Magen und dem noch fast gerade verlaufenden, auf ihn folgenden Darmstücke bestehende Darmanlage an dem von der Wirbelsäule entspringenden dorsalen Gekröse, dem Mesenterium dorsale. Ausserdem ist die vom Beginn der Speiseröhre bis zum Ende des Duodenums reichende Darmstrecke noch durch ein ventrales Gekröse (siehe Fig. 104) an der ventralen Bauchwand befestigt.

Diese bei niederen Wirbelthieren Zeitlebens bestehenden Verhältnisse ändern sich bei den höheren Wirbelthieren zunächst dadurch, dass der rasch in die Länge wachsende, caudal vom Magen gelegene Darmabschnitt, um in der Leibeshöhle Platz zu finden, eine Schlinge bilden muss, die bei allen Säugethieren im Wesentlichen in gleicher Weise auftretende primitive Darmschlinge (Fig. 105).

In diesem Stadium senkt sich also der Oesophagus in den er-

weiterten aber noch ziemlich spindelförmigen, mit seiner Längsachse parallel der Wirbelsäule gestellten Magen ein. Dieser ist durch ein eigenes dorsales Gekröse, das Mesogastrium dorsale, an der Wirbelsäule befestigt. In diesem entsteht die Milz.

Die dorsale, sehr bald blindsackförmig ausgebuchtete, Wand des Magens entspricht der grossen, die ventrale durch die inzwischen entstandene Leber etwas eingedrückte Wand der kleinen Curvatur. Am Pylorus biegt das Duodenum in scharfer Knickung dorsal um bis zur Wirbelsäule, an welcher es durch eine relativ kurz bleibende Strecke des Gekröses, das Zwölffingerdarmgekröse, angeheftet wird, und entfernt sich dann von derselben in ventraler Richtung, um mit dem noch übrigen Darmabschnitt die aus zwei parallelen, dicht nebeneinander verlaufenden und durch ein kurzes Gekröse verbundenen Schenkeln bestehende

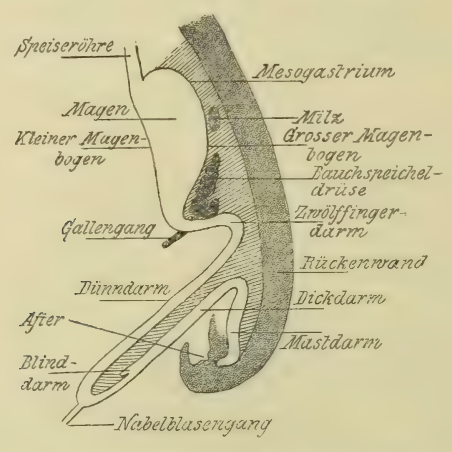


Fig. 105. Schematische Seitenansicht eines Säugethierembryos mit primitiver Darmschlinge. Die Bauchdecken sind nicht gezeichnet. Etwas vergrössert. Mit einigen Abänderungen nach Toldt.

primitive Darmschlinge zu bilden. An derselben unterscheidet man einen ventralwärts verlaufenden »absteigenden« oder Dünndarmschenkel und einen dorsalwärts verlaufenden »aufsteigenden« Schenkel. Am Schlingenscheitel biegen beide Schenkel ineinander um, und an dieser Stelle verbindet der Nabelblasenstiel die Darmschlinge mit der Nabelblase. Der Schlingenscheitel liegt vom Amnion überzogen in der Nabelöffnung der Bauchwand, tritt in späteren Stadiensogar in Gestalt einer Spiralschleife wechselnd weit in den Nabelstrang herein und bildet so einen zeitweiligen physiologischen Nabel-, resp. Nabelschnurbruch (siehe Fig. 190).

Nach Verödung und Rückbildung des Nabelblasenstiels können sich ausnahmsweise blindsackförmige Spuren von dessen Insertionsstelle am Darme erhalten und bedingen dann die als »Meckel'sches Divertikel« bekannte Ausbuchtung am Hüftdarme.

Der aufsteigende Schlingenschenkel ist anfänglich in ganzer Länge gleich weit, zeigt aber bald in der Nähe des Schlingenscheitels eine kleine Knospe, die Anlage des Blinddarmes (Fig. 105 u. 106). Die später hier befindliche Ileocöcalklappe markirt dann deutlich die Grenze zwischen Mittel- und Hinterdarm oder, wie man nun auch sagen kann, zwischen Dünn- und Dickdarm. Das caudal von besagter Klappe gelegene Darmstück wird weiter als der Dünndarm und sondert sich in Blinddarm, Grimmdarm und Mastdarm.

Die bleibenden Lageverhältnisse des Darmes werden veranlasst: 1. durch Drehungen des Magens, 2. durch spiralige Aufrollungen des Darmes und 3. durch nachträgliche Verklebungen und Verwachsungen ursprünglich getrennter, einander zugekehrter Gekrösflächen.

Diese Verhältnisse müssen für die einzelnen Typen gesondert be-

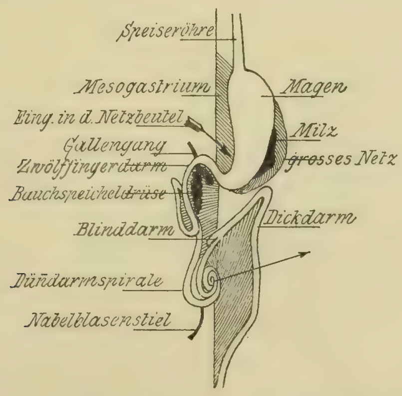


Fig. 106. Darmcanal eines Katzenembryos von 2,7 *cm* Länge. Vergrösserung ca. $^4/_1$. Der aufsteigende Schleifenschenkel ist etwas nach rechts gezogen.

sprochen werden und zwar zunächst die Drehungen des Magens und die Netzbildung.

a) Thiere mit einfachen Mägen: Fleischfresser, Pferd, Schwein. Obgleich der Magen des Pferdes und Schweines wegen seines verschiedenen Epithelbelags den Uebergang zu den zusammengesetzten Mägen bildet, und dieser Umstand auch äusserlich durch Falten- und Taschenbildungen schon mehr oder weniger deutlich sich ausspricht, muss derselbe doch hier abgehandelt werden, weil die genannten Processe bei allen drei Thierformen im Wesentlichen in derselben Weise verlaufen.

Der Magen gelangt durch eine zweifache Drehung aus seiner anfänglichen Sagittalstellung in seine definitive Lage. Durch die erste Drehung stellt er sich zuerst in eine schräge, dann mehr quere Lage zur Wirbelsäule, wobei seine Cardia aus der medianen Lage nach links und etwas caudal, der Pylorus dagegen nach rechts und cranial verschoben wird. Gleichzeitig kommt durch eine zweite Drehung der kleine Bogen cranial, der grosse caudalwärts, die linke Magenfläche

ventral, die rechte dorsal zu liegen. Auch das cardiale Speiseröhrenende erfährt eine gleichsinnige Drehung um seine Längsachse, durch welche sein linker Rand ventral, sein rechter dorsal zu liegen kommt; durch diese Drehung wird auch der rechte Nervus vagus gezwungen, dorsal, der linke ventral vom Oesophagus das Zwerchfell zu passiren.

Durch diese Lageveränderung des Magens wird das anfänglich kurze dorsale Magengekröse, das der Drehung des grossen Bogens, an welchem es sich anheftet, folgen muss, taschenartig ausgezogen und zum grossen Netz. Zwischen seiner Insertion an der dorsalen Rumpfwand und der dorsalen Magenfläche befindet sich eine von rechts über dem kleinen Magenbogen her in der Richtung des oberen Pfeiles zugängliche Tasche, der primitive Netzbeutel (Fig 104). Durch das nachträgliche beckenwärts gerichtete Auswachsen der Netzbeutelwände nimmt die Geräumigkeit des Netzbeutels zu. Durch die Volumenzunahme der in-

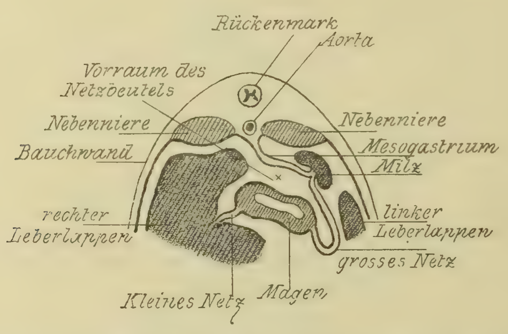


Fig. 107. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines Säugethierembryos in der Höhe des Magens um die Bildung des Netzbeutels zu zeigen. Nach Toldt. × Eingang in den Netzbeutel.

zwischen im ventralen Magengekröse (siehe »Leber«) entstandenen Leber (Fig. 104) wird das ventrale Magengekröse nach rechts und vorne verlagert und zum kleinen Netz (Leber-Magen und Leber-Zwölffingerdarmband) (Fig. 107). Der Netzbeutel öffnet sich jetzt nicht mehr rechts über dem kleinen Magenbogen in die Bauchhöhle, wie in Fig. 106, sondern bei × in Fig. 107 in den dorsal vom kleinen Netze und caudal von der Leber gelegenen Vorraum des Netzbeutels (Atrium bursae omentalis) in den man von der Bauchhöhle aus von rechts her durch das Winslow'sche Loch gelangt.

Bei den Fleischfressern besteht der Netzbeutel Zeitlebens; beim Pferde und Schweine verwachsen die seine Wand bildenden beiden Doppelplatten im caudalen Theile desselben in wechselnder Ausdehnung.

Dorsal vereinigt sich das grosse Netz mit dem Dickdarmgekröse. Beim Pferde verwächst die dorsale zur »rechten oberen Lage« des Colons verlaufende Netzbeutelwand mit diesem und dem Anfange des Mastdarmes.

Beim Fleischfresser liegen zuerst ab- und aufsteigender Schlingenschenkel der primitiven Darmschleife nebeneinander. Später aber bildet

der absteigende Schlingenschenkel einmal eine secundäre, dem Zwölffingerdarm zugehörige Schleife (Fig. 106) und zweitens rollt sich der am Nabel gelegene Theil der Schlinge (Schlingenscheitel) bei weiterem Längenwachsthum spiralig auf und tritt durch den Bauchnabel in den Nabelstrang aus. Er wird hier durch dessen dünne Wand sichtbar und bildet, wie oben erwähnt, einen zeitweilig bestehenden physiologischen Nabel-, resp. Nabelschnurbruch. Durch stärkeres Wachsthum rollt sich diese Spirale noch mehr zusammen, findet im Nabelstrang nicht mehr Platz und kehrt wieder in die Bauchhöhle zurück, in welcher sie nun in der Richtung des unteren Pfeiles in Fig. 106 sich nach rechts und ventral vom aufsteigenden Schenkel der primitiven Darmschlinge (Dickdarmschenkel) herüberschiebt und sich unter Auflösung in die secundären Dünndarmschlingen unter beträchtlicher Verlängerung ihres Gekröses in ihre bleibende Lage zwischen dem einstweilen ausgewachsenen grossen Netz und Dickdarm begiebt. Jetzt wird sie als Leer- und Hüftdarm bezeichnet. Inzwischen ist auch der Blinddarm weiter ausgebildet und in der für die Fleischfresser characteristischen Weise spiralig aufgerollt worden.

b) Bei Thieren mit zusammengesetzten Mägen (Wiederkäuern) entstehen die einzelnen, zuerst am Epithelrohr und, wegen der verdickten Darmwand, erst später auch äusserlich deutlichen Magenabtheilungen schon sehr früh (beim Schafe zwischen 28. bis 30. Tage) als in einer Achse hintereinandergelegene Ausbuchtungen der Speiseröhre (Fig. 109), gegen welche nur der Labmagen sehr bald eine der Querlage der einfachen Mägen gleichwerthige Querstellung eingeht.

Der als einfache dorsale und kopfwärts gerichtete Ausbuchtung angelegte Pansen theilt sich durch eine Furche in seine beiden Blindsäcke, dreht sich dann ebenfalls nach links und buchtet sich nach vorne vom Oesophagus aus, bis ihm die Leber und das inzwischen entwickelte Zwerchfell Widerstand leisten. Nun schlägt er sich ventral- und caudalwärts um (Fig. 110), wächst unter dem Oesophagus nach hinten und füllt allmählich die ganze linke Region der Bauchhöhle aus. Durch diese Vorgänge werden die anfänglich hinter dem Pansen gelegenen Magenabtheilungen, Haube, Buch und Labmagen, da sie direct oder indirect mit der Eintrittsstelle der Speiseröhre in den Pansen zusammenhängen und diese sich nicht vom Zwerchfell entfernen kann, scheinbar nach vorne verschoben und kommen zugleich aus ihrer axialen Stellung in die definitive Lage, in welcher der Pansen den linken Schenkel, die Haube den Bogen, das Buch und der Labmagen den rechten Schenkel eines nach hinten und links offenen Hufeisens bilden (Fig. 111). Durch stetige Grössenzunahme bis zur Geburt erreicht der Labmagen bedeutend grösseren Umfang als der Pansen. Erst beim Uebergang von der Milchnahrung zum Pflanzenfutter kehrt sich dieses Verhältniss zu Gunsten des Pansens um.

Durch diese Drehungen wird die Netzbildung in einer im Principe ähnlichen Weise wie bei den Thieren mit einfachem Magen bedingt. Eine Abweichung besteht darin, dass zunächst nur der Labmagen eine

Querstellung eingeht, die Vormägen aber während der Drehung ihrer Dorsalseite nach links und ventralwärts noch axial hintereinander liegen bleiben und sich erst später in der besprochenen Weise krümmen. Durch die Wendung nach links haben sich die gesammten Mägen in das dorsale Magengekröse eingewickelt und den primitiven Netzbeutel gebildet, aus welchem sich der Pansen erst durch sein ventrales Umklappen nach hinten wieder theilweise herausschiebt. Das freie Netz entsteht durch selbstständige Wucherung und legt sich als leerer Sack vom linken Rande des Zwölffingerdarmes über die rechte Seite der durch den Pansen nach rechts verdrängten Därme, ohne einstweilen mit denselben zu verwachsen. Erst später findet eine Verbindung desselben mit dem Colon und dem Mastdarm durch einfache Verlöthung statt.

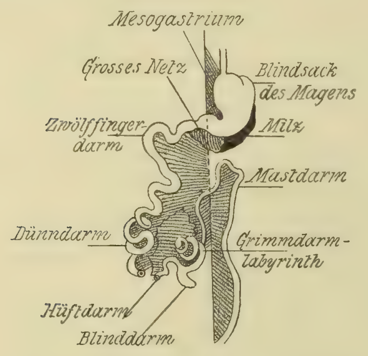


Fig. 108. Darmcanal eines 10 *cm* langen Schweineembryos. Natürliche Grösse. Die excentrischen inneren Windungen des Grimmdarmlabyrinthes sind vom Mesocolon verdeckt.

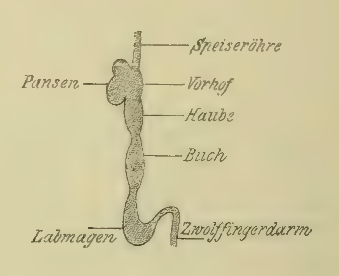


Fig. 109. Schema der Anlage der zusammengesetzten Mägen der Wiederkäuer. Nach P. Martin.

Die Bildung der primitiven Darmschlinge, sowie die Bildung der im Nabelstrang gelegenen Spirale geschieht wie beim Fleischfresser, doch fällt der Dickdarm oder aufsteigende Schenkel der primitiven Darmschleife durch seinen geringeren Querschnitt gegen den Dünndarm oder absteigenden Schenkel auf, ein Verhältniss, das bei allen Hufthieren relativ lange Zeit besteht. Bei den Artiodactylen wird der Scheitel der primitiven Darmschlinge durch Rückbildung des Nabelblasenstieles sehr bald frei.

Die spätere bedeutende Länge des Dünndarmes deutet sich früh durch zahlreiche secundäre Schlingen an, die bei Pferd und Schwein scheinbar regellos angeordnet die Bauchhöhle erfüllen, während sie beim Wiederkäuer durch die Grösse der Mägen sehr bald zu flacher Anordnung in Gestalt der späteren Darmscheibe zwischen den Mägen und der rechten Bauchwand gezwungen werden.

Der Anstoss zur Bildung der riesigen Grimmdarmschlinge

des Pferdes und des verwickelt angeordneten »Grimmdarmlabyrinthes« bei den Artiodactylen geschieht auf sehr einfache Weise.

Die Grimmdarmschlinge des Pferdes legt sich in Gestalt einer kleinen, dicht neben dem ebenfalls noch sehr unscheinbaren Blinddarm gelegenen, gleichschenkeligen Schleife, der primitiven Grimmdarmschleife, an, deren beide Schenkel durch ein kurzes Gekröse (Mesocolon) verbunden sind und bleiben. Der Scheitel der schwach Sförmig gebogenen Schleife bleibt wie deren Schenkel frei und sieht zunächst (Embryo von 10 *cm* Scheitelsteisslänge), ebenso wie die Blinddarmspitze, beckenwärts. Der linke aufsteigende Schleifenschenkel geht in den Mastdarm über. Erst nach beträchtlichem Wachsthum in die Länge und die Weite wendet sich die Blinddarmspitze cranial und legt sich zwischen die unteren Lagen des inzwischen ebenfalls beträchtlich in die Länge gewachsenen Grimmdarmes, der jetzt die bekannte,

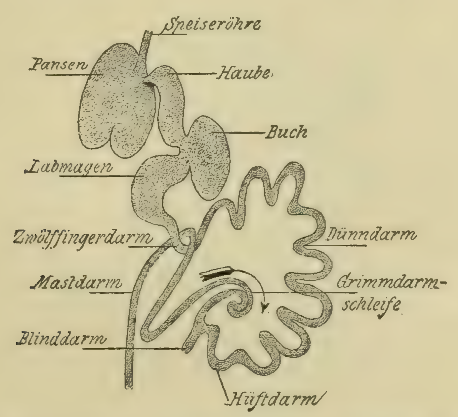


Fig. 110. Schema der weiteren Gliederung der Vormägen und der Anlage des Grimmdarmlabyrinthes der Wiederkäuer. Nach P. Martin.

zusammengebogene Schlinge bildet, welche mit Ausnahme ihres Ursprungsstückes am Blinddarm und ihres Uebergangs in den Mastdarm frei beweglich in der Bauchhöhle liegt (secundäre Grimmdarmschlinge).

Bei den Artiodactylen wird ebenfalls eine primitive Grimmdarmschlinge gebildet, deren weitere Ausbildung beim Schweine und den Wiederkäuern etwas abweicht.

Beim Schweine, welches primitive Verhältnisse dauernd beibehält, rollt sich die Schleife spiralig um eine ideale Achse auf und bildet dadurch das aus $3^1/_2$ concentrischen äusseren und $3^1/_2$ excentrischen inneren Windungen bestehende, von den Dünndärmen umgebene später bienenkorbähnliche Grimmdarmlabyrinth (Fig. 108).

Bei den Wiederkäuern setzt derselbe Process in gleicher Weise ein (siehe Fig. 110 und 111) und führt beim Rinde zur Bildung von $1^1/_2$—2, beim Schafe und der Ziege von 3 Windungen. Durch die

grosse Ausdehnung der Mägen wird aber diese Spirale sehr bald abgeflacht, ihre Windungen kommen in eine Ebene zu liegen und werden vom Mesenterium des Dünndarmes, der die Spirale halskrausenartig umgiebt, bedeckt. Schliesslich verlöthet und verwächst das flache Grimmdarmlabyrinth der Wiederkäuer völlig mit dem sie deckenden Mesenterium des Dünndarmes, womit dann die bleibenden Verhältnisse gegeben sind.

Die gesammten Variationen in Lage und Anordnung der Gedärme erweisen sich als das Product von Vererbung und functioneller Anpassung des wachsenden Darmes an den ihm in der Bauchhöhle von anderen Organen gelassenen Platz.

Bezüglich des Afterdarms siehe Harngeschlechtsapparat, speciell Cloakenbildung.

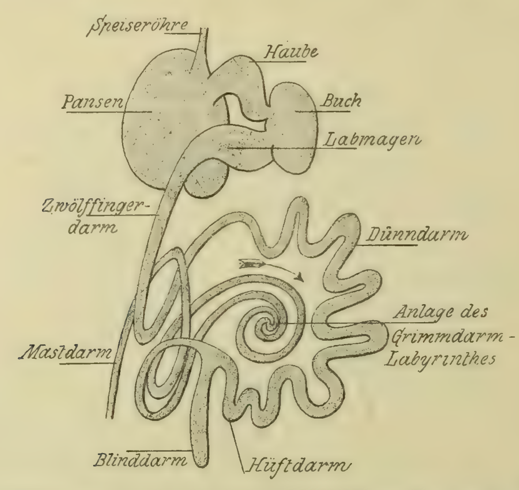


Fig. 111. Schema der Gliederung der Wiederkäuermägen und der Anlage des Grimmdarmlabyrinthes. Nach P. Martin.

Die Bildung der Poschen oder Haustra am Dickdarme des Pferdes und Blinddarme des Schweines wird dadurch bedingt, dass die rascher als die äussere, anfänglich continuirliche, Längsmuskelschichte wachsende circuläre Faserschichte die Längsfasern in Gestalt der Tänien auseinanderdrängt und sich zwischen diesen bauchig ausbuchtet.

Alle Falten- und Zottenbildungen, sowie die Papillenbildungen im Darmrohre entstehen als Schleimhautwucherungen.

Die glatte Schleimhaut ist anfänglich in allen Magenabtheilungen von gleicher Beschaffenheit und unterscheidet sich in nichts von der Darmschleimhaut. Die Papillenbildung im Pansen wird dann durch parallele Epithelleisten von circulärem Verlaufe eingeleitet, deren Kanten sich in die Papillen auflösen. Aehnliche, aber sich kreuzende Schleimhautsysteme führen in der Haube zur Bildung der bekannten polygonalen Nischen ihrer Schleimhaut. Von den Blättern des Buches treten die grossen Blätter zuerst, dann die mittleren und zuletzt die

kleinsten auf. Das Epithel des Buches zeichnet sich vor dem des Pansens und der Haube durch seine regelmässige Schichtung aus. Pansen und Haube stehen physiologisch und entwicklungsgeschichtlich einander näher als dem Buch. Die Spiralfalten des Labmagens sind schon beim Schafembryo von 8 *cm* sehr deutlich.

Die spätere Differenzirung des Epithels in den zusammengesetzten Mägen in geschichtetes Plattenepithel (linke Magenhälfte des Pferdes; Cardialportion des Schweines; Pansen, Haube und Buch der Wiederkäuer) und das einfache Cylinderepithel des Labmagens und Darmes beruht auf einer secundären, durch physiologische Gründe bedingten Differenzirung, und darf die Grenze zwischen beiden Epithelarten nicht, wie es mitunter geschieht, als Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm angesprochen werden.

Die Drüsen des Labmagens, sowie die Lieberkühn'schen Crypten, entstehen als cylindrische Schleimhautausbuchtungen. Die Brunner'schen Drüsen legen sich als Schläuche an, die sich durch Sprossenbildung verästeln.

Die einfachen und zusammengesetzten Lymphknoten des Darmcanals (Mandeln, solitäre Knötchen, Peyer'sche Platten, Gekrösknoten etc.) treten in Gestalt kleiner Anhäufungen von Rundzellen auf, die sich dichter häufen, allmählich schärfer gegen die Umgebung abgrenzen und sich nach Art der Lymphknoten (siehe Kap. XII) weiter entwickeln. Die ersten Anlagen derselben findet man meist an neugeborenen Thieren.

2. Anhangsorgane des Darmcanales.

Organe der Mundhöhle: Zunge, Speicheldrüsen, Hirnanhang, Zähne.

Die Zunge entsteht sehr früh (beim Wiederkäuer schon im Verlaufe der vierten Woche) aus bilateral symmetrischer Anlage und zwar aus einem vorderen, dem Unterkieferbogen zugehörigen, in Gestalt eines anscheinend unpaaren Höckers auftretenden Theiles, der rasch auswachsend die Zungenspitze bildet, während ein zweiter hinterer dorsal von der Verschlussstelle der distalen Enden des zweiten und dritten Visceralbogens gelegener, deutlich paariger Theil zum Zungengrund wird. Anfänglich sind beide Theile durch eine deutliche Furche mehr oder weniger von einander abgegrenzt, später verwischt sich diese Grenze. Der Körper und die Spitze übertreffen den Zungengrund bald beträchtlich an Grösse.

Die Zungenpapillen sind Cutispapillen gleichwerthig und entstehen ziemlich früh (beim Wiederkäuer etwa in der 6.—7. Woche).

Unter beträchtlicher Vergrösserung schiebt sich die Zunge aus der Mundhöhle heraus und wird erst später wieder in derselben geborgen. Ihre nachträgliche Gestalt wird nicht unwesentlich durch die Grösse der Zähne beeinflusst (flache Zungen der Raubthiere, dicke der Hufthiere). Der an der Unterfläche der Fleischfresserzunge befindliche fibrös musculöse, als Lyssa bekannte Strang bedarf sowohl in embryologischer als morphologischer Hinsicht noch aufklärender Untersuchung.

Von den Drüsen der Mundhöhle legen sich die Speicheldrüsen

nach Art der alveolären Drüsen und zwar (Schweineembryo von 21 *mm*) zuerst die Submaxillaris, dann die Carotis und zuletzt die Sublingualis an. Submaxillaris und Sublingualis entstehen in Gestalt einer mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängenden Leiste, von der Sprossen auswachsen, die nachträglich eine Lichtung bekommen. Die Drüsen der Zunge, der Backen und Lippen, sowie des Gaumens werden viel später als die Speicheldrüsen angelegt.

Der Hirnanhang entsteht aus zweifacher Anlage:

1. aus einer Ausstülpung des Mundhöhlendaches und 2. aus einer hinter ihr gelegenen Ausstülpung des Zwischenhirns. Die epitheliale, blindsackförmige Ausstülpung der Mundhöhle, die Hypophysentasche (siehe Fig. 151) steht vorübergehend noch durch einen hohlen Stiel mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung, wird dann aber vollständig als allseitig geschlossene Epithelblase durch Verdickung der das Kopfskelet bildenden Mesenchymlage von ihrem Mutterboden abgeschnürt und liegt, nach deren Verknorpelung über der Schädelbasis an der Unterfläche des Zwischenhirns und an der Vorderfläche des

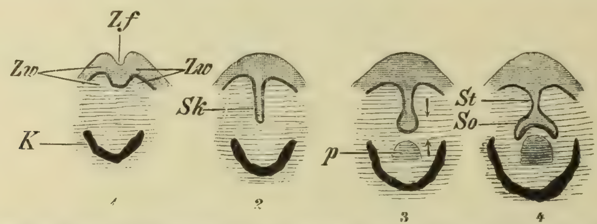


Fig. 112. Schematische Darstellung der ersten Vorgänge der Zahnentwicklung. Vier Querschnitte (Frontalschnitte) des embryonalen Unterkiefers. Epithel grau punktirt, Bindegewebe quer schraffirt.
1. Zf Zahnfurche, *Zw* Zahnwall, *k* Unterkieferknochen (schwarz). *2. Sk* Schmelzkeim. *3. p* Zahnpapille. *4. So* Schmelzorgan, *St* Stiel des Schmelzorganes. Nach Stöhr.

von hier ausgewachsenen Trichters. Hypophysenblase und Trichter bilden die beiden Lappen des fertigen Organes. Der vordere treibt schlauchförmige drüsenartige Bildungen in seine bindegewebige Umgebung hinein, während der hintere sich in ein spindelzelliges Gewebe umwandelt.

Die erste Anlage der Zähne beginnt sehr früh (bei Schweins- und Schafembryonen von ca. 3 *cm* Länge) als eine Wucherung des die Kieferränder bedeckenden Epithels, dessen Basalzellenschichte sich in Gestalt einer continuirlichen bogenförmigen platten Leiste in das Bindegewebe der Schleimhaut einsenkt und so die Schmelz- oder Zahnleiste bildet. Ueber derselben verdickt sich das Epithel auf den Kieferrändern zum Zahnwalle, auf welchem noch vorübergehend eine rinnenförmige, der Einsenkungsstelle der Schmelzleiste entsprechende Furche, die Zahnfurche, auffällt (Fig. 112). Der Zusammenhang der Schmelzleiste mit der Basalzellenschichte des Kieferepithels erscheint auf Querschnitten eingeschnürt und wird als »Stiel« bezeichnet; der freie Rand derselben ist dagegen wulstig verdickt und wird bald durch eine der

Zahl der Milchzähne entsprechende, im Bindegewebe der Schleimhaut entstehende Menge von Papillen, den Zahnpapillen, glockenförmig von unten her eingestülpt. Die interpapillaren Strecken des Schmelzkeimes schwinden, und so zerfällt die Schmelzleiste in die Schmelzorgane der einzelnen Milchzähne. An jedem Schmelzorgan kann man jetzt die äussere, zum Theil der Papille aufsitzende, aus Cylinderzellen bestehende Schichte, die Schmelzzellen, und die übrigen peripheren Theile des Schmelzkeimes, welche in den Stiel übergehen, unterscheiden. Die zwischen diesen beiden Zellenschichten befindlichen, anfänglich platten und polygonalen Epithelzellen werden sternförmig und bilden, während Flüssigkeit zwischen ihnen auftritt, die gallertige Schmelzpulpa. Inzwischen hat sich das jede Zahnanlage umgebende Binde-

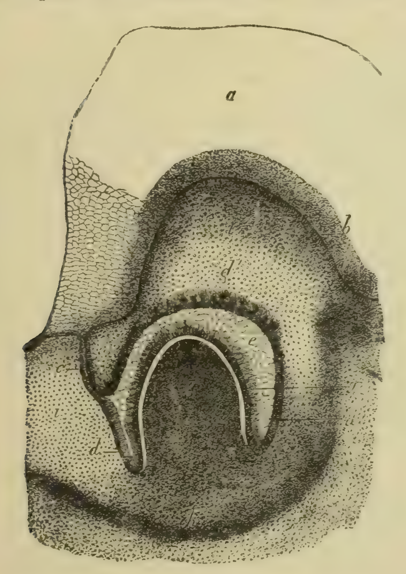


Fig. 113. Querschnitt durch die Zahnanlage vom Kalbsembryo mit dem Zahnwalle der wesentlich aus einer Verdickung des Epithels besteht. Nach v. Kölliker.
b tiefste Lagen des Epithels, *c* Rest des Schmelzkeimes mit dem Schmelzorgane *d*, *e*, *f* verbunden, *d* äussere Epithelschicht des Schmelzorganes, *d'* Epithelialsprossen desselben, *e* gallertiges Epithel des Schmelzorganes, *f* inneres Epithel des Schmelzorganes oder Schmelzmembran, welche den Schmelz bildet; *g* Zahnkeim, *h* erste Andeutung der festeren Bindegewebslage des Zahnsäckchens, *i* äusserste Theile der Schleimhaut, die zum Theil in die innere weiche Bindegewebsschichte des Zahnsäckchens sich umwandeln. Vergrösserung $^{23}/_{1}$.

gewebe zu einem Säckchen, dem Zahnsäckchen verdichtet (Fig. 113), welches das Schmelzorgan vom Stiele abschnürt und sich in eine innere lockere und äussere dichtere Lage sondert. Papille und Säckchen werden bald von Blutgefässen durchzogen. Der Zahn und zwar zuerst seine Krone, wird nun in der Weise gebildet, dass die Schmelzzellen auf der Papille sehr stark in die Länge wachsen, von der Peripherie aus verkalken und den Schmelz liefern. Der Schmelz ist somit versteinertes Epithel. Die übrigen peripheren Epithelzellen platten sich ab, verhornen und liefern das Schmelzoberhäutchen oder die Cuticula des Zahnes. Gleichzeitig geht die Schmelzpulpa allmählich zu Grunde.

Unter der so entstandenen, einen Theil der Zahnkrone bildenden Schmelzkappe entsteht das Zahnbein von der Papille her, indem deren oberflächlichste unter dem Schmelze gelegene Zellen zu den länglichen geschwänzten Odontoblasten sich umbilden, die nicht nur eine verkalkende Zwischensubstanz ausscheiden, sondern auch

peripher allmählich selbst verkalken, während sie sich axial als Zahnfasern erhalten. Auf diese Weise wird nicht nur das Dentin der Zahnkrone, sondern unter allmählicher Streckung der Papille auch das der Zahnwurzel gebildet.

Die Cementsubstanz des Zahnes wird von der inneren Lage des Zahnsäckchens auf dem Dentin abgelagert, während die äussere zum Periost der inzwischen durch die Verknöcherung der Kiefer gebildeten Alveolen wird.

Das Dentin ist somit modificirter Knochen, die Cementsubstanz ossificirtes Bindegewebe.

Diese für schmelzkappige, auf einfachen Papillen sitzenden Zähne, (die Schneidezähne, Eckzähne und den Prämolaren IV)[1]), giltige

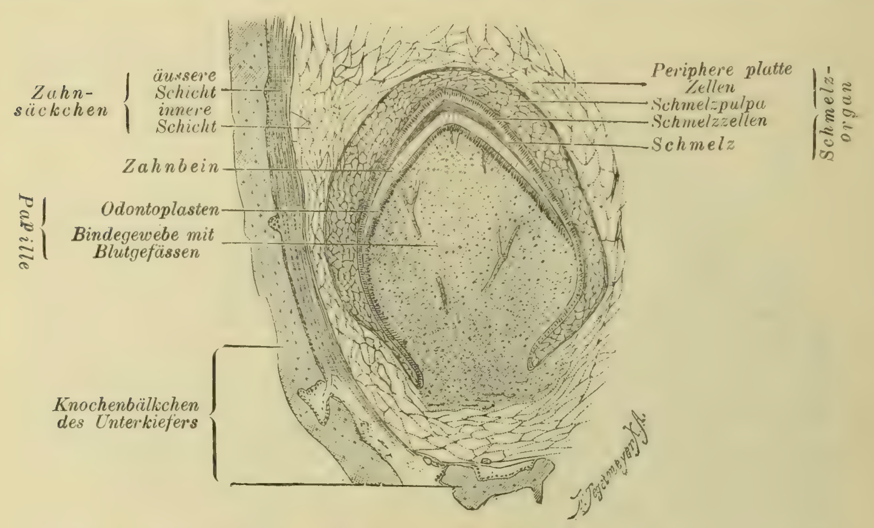


Fig. 114. Querschnitt des Unterkiefers eines neugeborenen Hundes. Vergr. 40/1. Nach Stöhr.
Das Zahnsäckchen ist nur an der linken Seite gezeichnet. Die Gewebe bindegewebiger Abkunft sind von der linken, die Gewebe epithelialer Abkunft von der rechten Seite her gezeichnet.

Entwicklungsart modificirt sich etwas für die auf getheilten Papillen entstehenden schmelzhöckerigen Zähne (Molaren), insofern bei ihnen auf jedem Papillenhöcker Schmelz- und Dentinscherbchen sich bilden, die erst durch nachträgliche Confluenz die Krone liefern, an deren Bildung sich dann die Bildung der mehrfachen Zahnwurzeln in derselben Weise wie bei den einwurzeligen Zähnen anschliesst.

Noch ehe die Anlage der Milchzähne beendet und dieselben durch das Zahnsäckchen von den Stielen der Schmelzorgane abgeschnürt sind, entsteht von diesen Stielen aus zungenwärts von der Anlage des Milchzahns eine Epithelsprosse, der secundäre Schmelzkeim oder die

1) Ich zähle die Prämolaren in nasaler Richtung. Prämolar *IV* ist somit der am weitesten nasal stehende Zahn dieser Art.

Anlage der Ersatzzähne, deren Bildung sich im Wesentlichen in derselben Weise, wie die des Milchzahnes, nur viel langsamer, vollzieht (Fig. 115).

Diese für die Entwicklung der schmelzkappigen oder schmelzhöckerigen Zähne giltige Darstellung erfährt einige Modificationen bezüglich der Bildung der schmelzfaltigen Zähne. Bei ihnen bleibt der Schmelzkeim nicht kappenförmig, sondern schickt Falten, die zur Bildung der mehr oder weniger complicirt angeordneten Schmelzbleche führen, bis tief in die sehr grosse Papille herein, zerklüftet letztere dadurch und veranlasst sie ebenfalls zu einer faltigen Bildung des Dentins.

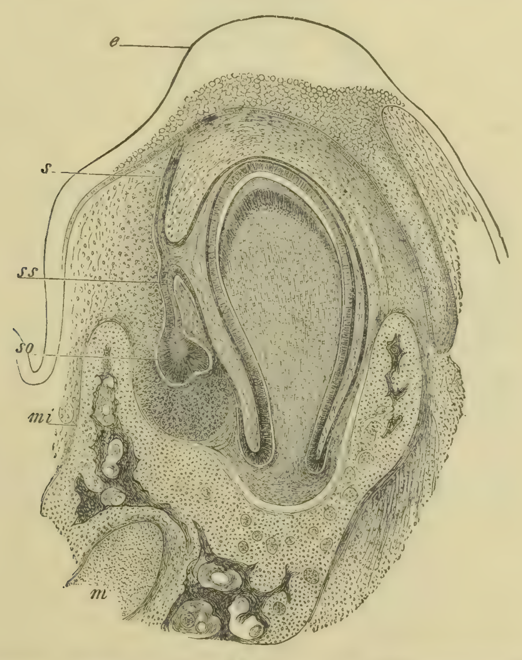


Fig. 115. Querschnitt durch den Unterkiefer und ein Milchzahnsäckchen des Embryo der Katze nach einem Präparate von Stieda. Aus v. Kölliker's Grundriss. Vergrösserung $^{40}/_{1}$.
e Epithelialwulst des Kieferrandes, *ss* secundärer Schmelzkeim mit *so*, dem secundären Schmelzorgane des bleibenden Zahnes als Wucherung von *s*, dem primären Schmelzkeime, *mi* Maxilla inferior, *m* Cartilago Meckelii

Bei dieser Art von Zähnen kömmt zu den uns schon bekannten Substanzen des Zahnes noch eine vierte, das in den eingestülpten Schmelzfalten vorhandene braune Osteocement, welches mit den Schmelzblechen die characteristischen halbmond- oder nierenförmigen Figuren auf der Kaufläche bildet und nach dem völligen Durchbruch der Zähne nicht mehr ernährt wird.

Es ist durch eine Verknöcherung eingestülpter Theile der inneren Lamelle des Zahnsackes, der Osteocementpulpa, entstanden und besass anfänglich eigene, mit den Gefässen des Zahnsackes zusammenhängende Blutgefässe. Fig. 116.

Durch die Bildung der Schmelzbleche erhält der Zahn ein Gerüstwerk, welches ihm bedeutend grössere Widerstandsfähigkeit gegen die Abnutzung beim Kauen verleiht.

Der durch seine fortschreitende Wurzelbildung sich stetig verlängernde Zahn durchbricht schliesslich die Kuppel des Zahnsäckchens und das Zahnfleisch. Erst nach dem Durchbruch wird die Bildung des Wurzel-Dentins und der die Wurzel umgebenden Cementhülle vollendet.

Bei den Wiederkäuern, denen bekanntlich im Okerkiefer die Schneide- und Eck-

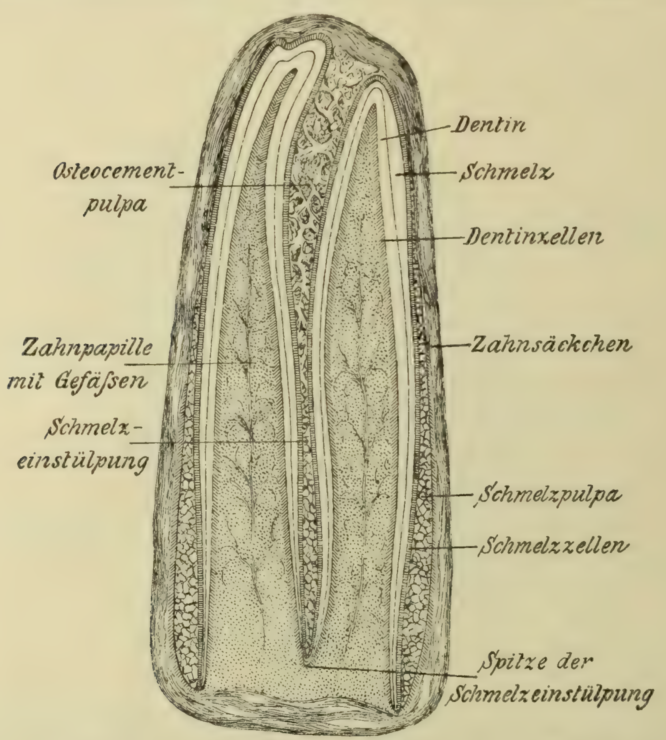


Fig. 116. Längsschnitt durch eine Hälfte des Molar I vom 12 Wochen alten Kalbe. Vergrösserung $^4/_1$. Nach Wellauer. Halbschematisch.

zähne fehlen, kommt es zwar für diese Zähne zur Ausbildung einer completen bogenförmigen Schmelzleiste, die aber, ohne gesonderte Schmelzorgane für die Schneidezähne zu bilden, schwindet, nachdem sich, wenigstens bei unseren hierhergehörigen Hausthieren, die vergängliche Anlage eines Schmelzkeimes für den Eckzahn gebildet hat.

Nach der Wurzelbildung bleibt der Wurzelcanal entweder dauernd weit, und erlaubt dadurch eine continuirliche ausgiebige Ernährung des Zahnes, wie bei den immerwachsenden Zähnen mit offener Wurzel (Schneidezähne der Nager, Hauer des Schweins etc.), oder der Wurzelcanal verengt sich nach vollendeter Ausbildung des Zahnes mehr und mehr, schnürt die Papille stielartig ein und behindert dadurch allmählich die Ernährung des Zahnes, der nun nicht mehr wächst, sondern langsam parallel der Abnützung seiner Krone aus der Alveole emporgeschoben wird (Zähne mit geschlossener Wurzel).

Der mitunter nicht das Zahnfleisch durchbrechende Prämolare IV (Lückzahn,

Wolfszahn) des Pferdes, Schweines und Hundes ist dem definitiven Gebiss zuzurechnen und wird nicht gewechselt.

Auch die Milchhacken des Stut- und Hengstfohlens bleiben sehr klein und durchbrechen die Schleimhaut in der Regel nicht, ebensowenig der Norm nach die Ersatzhacken der Stute.

Ueber die Zeit des Zahndurchbruchs und des Zahnwechsels verweise ich auf die einschlägigen zootomischen Lehrbücher.

Die Zähne sind laut Zeugniss der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Anatomie ableitbar von papillaren Verknöcherungen der äusseren Haut, den Hautzähnchen oder Placoidschuppen der Haie. Es sind demnach Bildungen, die mit dem inneren Skelet nichts zu thun haben und zu diesem erst secundär in Beziehung treten. Auf einer Hautpapille wird bei den Haien ein Schmelzüberzug gebildet, der aber von der Epidermis noch bedeckt bleibt. Von der

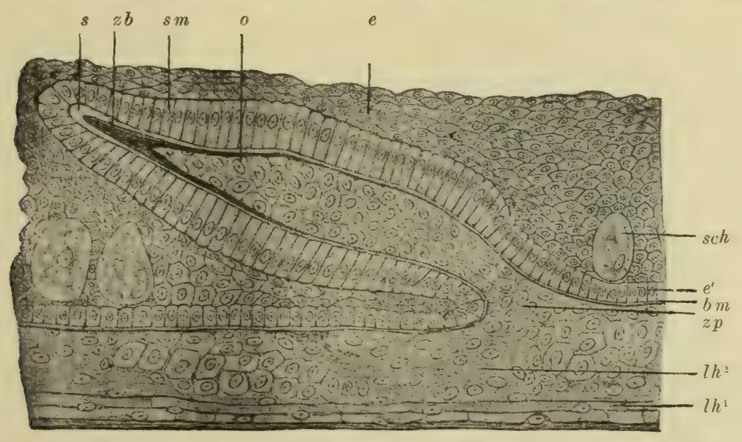


Fig. 117. Längsschnitt durch die Anlage eines Hautzahnes vom Selachierembryo. Nach O. Hertwig.
e Epidermis, *e'* unterste Schicht cubischer Epidermiszellen, *sch* Schleimzellen, *lh*[1] aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Theil der Lederhaut, *lh*[2] oberflächliche Schicht der Lederhaut, *zp* Zahnpapille, *o* Odontoblasten, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran.

bindegewebigen Papille aus entsteht Dentin, und an der Papillenbasis bildet sich eine kleine Knochenplatte, die Basalplatte, auf welcher der Zahn aufsitzt. Damit sind die drei wesentlichen Substanzen des Zahnes gegeben, an deren Bildung sich somit auch hier schon das Bindegewebe betheiligt. (Fig. 117.)

Da die Mundhöhlenschleimhaut aus einer Cutiseinstülpung entsteht, darf es nicht auffallen, dass sie dieselben Gebilde producirt, wie jene, und dass ursprünglich die ganze Oberfläche der Mundhöhle (viele Fische) Zähne trägt, welche ebenso wie die der Haut nur papillaren Bildungen aufsitzen, aber noch nicht in Kieferknochen eingekeilt sind, wie die Zähne der höheren Wirbelthiere. Bei diesen reducirt sich die Zahl der Zähne beträchtlich. Die Basalplatten werden am Kopfe immer regelmässiger, verlieren ihre Zähne grösstentheils bis auf die eigentlichen Kieferknochen und werden so Veranlassung zur Bildung

der Haut- oder Belegknochen am Angesichtstheil des Schädels. Die auf den Kieferbogen sich anlegenden Zähne senken sich in deren Bindegewebe ein und werden bei der Verknöcherung des Kiefers in Alveolen befestigt. Durch diese Einrichtung (eingekeilte Zähne) wird die Befestigung der Zähne in hohem Grade erhöht. Die Gebisse unserer jetzigen Säugethiere sind nach Zahl der Zähne und Masse der Zahnsubstanzen noch in steter Reduction begriffen.

Verwerfungen von Zahnkeimen und damit der Durchbruch von Zähnen an abnormen Standorten sind nicht selten. Am interessantesten sind in dieser Hinsicht die nicht gerade seltenen Zahncysten in der Nähe des äusseren Gehörgangs vom Pferde und die Zähne auf den kleinen Kiefersprossen der Schafe mit doppelten Unterkieferhälften.

b) Als Anhangsorgane des Vorderdarmes entstehen:
die Thymusdrüse, die Schilddrüse sowie Kehlkopf und Lunge.

Die Thymusdrüse bildet sich (siehe Fig. 103) ihrer Hauptmasse nach als ein beiderseitiger blindsackartiger, ventralwärts gelegener Auswuchs der dritten, vielleicht auch noch theilweise der zweiten und vierten Schlundtasche, der bis zum Herzen in die Brusthöhle hereinwuchert und sich später zu einem unpaaren Körper vereinigt und völlig von der Schlundfurche abschnürt. Diese schlauchförmige Thymusanlage besitzt eine sehr enge Lichtung, eine dicke mehrfach geschichtete epitheliale Wand und treibt an ihrem hinteren Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse rundliche solide Sprossen. Die Anlage der Thymus ist demnach rein epithelial.



Fig. 118. Thymus eines Kaninchenembryos von 16 Tagen. Vergrössert. Nach v. Kölliker.

Die Sprossenbildung greift allmählich auf das ganze Organ über und letzteres bekommt dadurch lappigen Bau. Nun wachsen Bindegewebe und Blutgefässe in dasselbe ein; es kommt zur Bildung von Lymphknoten und massenhaften Leucocyten in demselben, und unter stetem Wachsthum des Ganzen nehmen die bindegewebigen Bestandtheile derart an Masse zu, dass die epithelialen mehr und mehr zurücktreten und nur restweise vorhanden sind. Die ursprüngliche Mündungsstelle des Ganges wird zurückgebildet, dagegen bilden sich Hohlräume durch Gewebserweichung im Innern des Organes. Nun zeigt das Ganze mehr den Bau eines lymphoiden Organes, dessen Bedeutung jedoch noch unklar ist und das am geborenen Thiere durch Verfettung schwindet. Ausnahmsweise erhalten sich Reste im erwachsenen Individuum.

Als Anhänge der Thymusdrüse findet man bei jungen Kätzchen eigenthümliche, gestielte, wimpernde Blasen, die als abgeschnürte Drüsentheile gedeutet werden.

Die Schilddrüse entsteht in ähnlicher Weise wie die Thymus aus einer paarigen und einer unpaaren Anlage (Fig. 103). Letztere geht aus einer medianen Einstülpung der ventralen Schlundwand zwischen den beiden zweiten Visceralbogen hervor, schnürt sich von ihrem Mutterboden ab und bildet eine später solid werdende Epithelblase, welche bald von Gefässen durchsetzt wird und sich mit den paarigen Seitentheilen verbindet. Das foramen cöcum am Zungengrunde markirt auch später noch die Abgangsstelle dieses unpaaren oder medianen Schilddrüsentheiles.

Die den späteren Seitenlappen entsprechenden paarigen Anlagen wuchern von der vierten Schlundtasche aus, deren directe schlauchförmige Fortsetzung sie bilden.

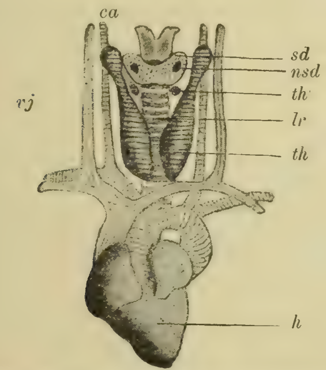


Fig. 119. Halbschematische Abbildung der definitiven Lage der Thymus, Thyreoidea und Nebenschilddrüse vom Kalbe. Nach de Meuron.
sd Schilddrüse, *nsd* Nebenschilddrüse, *th* Thymus, *th'* Nebenthymus, *lr* Luftröhre, *h* Herz, *vj* Vena jugularis, *ca* Carotis.

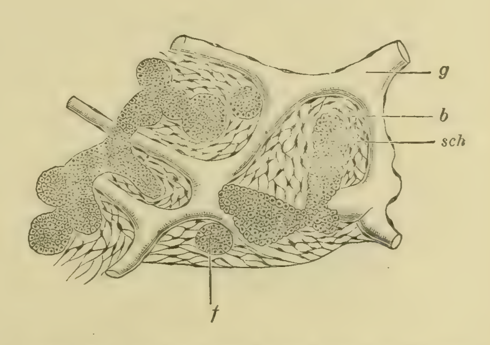


Fig. 120. Schnitt durch die Schilddrüse eines Schafembryos von 6 *cm*. Nach W. Müller.
sch schlauchförmige Drüsenanlage, *f* in Bildung begriffene Drüsenfollikel, *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefässen (*g*).

Auch sie werden bald von der Umgebung aus mit Gefässen versehen und schnüren sich völlig von ihrem Mutterboden ab. Somit fehlt auch ein Ausführungsgang. Die epithelialen Theile des Organes wachsen zu zahlreichen, sich mit einander verbindenden Strängen aus. In die Maschen des so entstandenen epithelialen Netzwerks wuchert gefässhaltiges Bindegewebe ein. Die Epithelstränge enthalten ein enges Lumen, um welches sich die Cylinderzellen regelmässig anordnen. In bestimmten Abständen bilden sich nun blasige Erweiterungen, in welche schliesslich die Stränge zerfallen. Damit sind die Follikel der Schilddrüse entstanden, welche nun durch gefässreiches Bindegewebe zusammengehalten werden. Später erweitern sich dieselben unter Abscheidung einer colloiden Masse mehr oder weniger.

Neben der eigentlichen, vor der Luftröhre gelegenen Schilddrüse

kann man namentlich bei den Fleischfressern und dem Schafe mehr oder minder zahlreiche Nebenschilddrüsen finden, die aus cylindrischen Zellreihen bestehen und zum Theil noch canalisirt sind. Zweifellos handelt es sich um bei der Follikelbildung abgeschnürte und auf embryonaler Stufe stehen gebliebene Drüsenreste.

Die Lunge mit Luftröhre und Kehlkopf legt sich ziemlich früh (beim Schafembryo am 18 Tage) als ventrale rinnenförmige Ausstülpung des Schlunddarmes dicht hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage an. Diese Ausbuchtung grenzt sich durch zwei seitlich einspringende longitudinale Leisten vom Vorderdarme ab, der sich dadurch in die Luftröhre und Speiseröhre gliedert (Fig. 103). Das seitlich etwas aufgetriebene Ende der Lungenanlage treibt beiderseits zwei kleine epitheliale Schläuche, die primitiven Lungenschläuche, oder die Anlage der Lungenflügel, hervor, die, von einer dicken Bindegewebsschicht umhüllt, unmittelbar hinter dem Herzen liegen und in caudaler Richtung in die Pleurahöhe einwachsen (siehe Fig. 121).

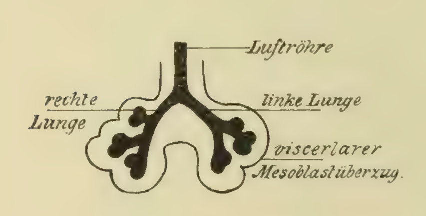


Fig. 121. Lunge von dem in Fig. 74 abgebildeten Katzenembryo; etwas vergrössert, die epithelialen Theile schwarz, die Mesenchymhülle hell.

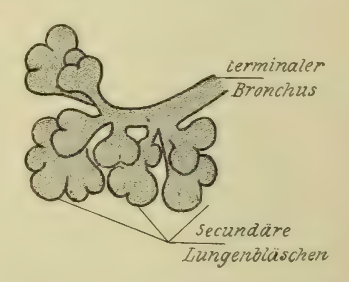


Fig. 122. Terminaler Bronchus eines 4 Monate alten Rindembryos. Vergrössert.

Die durch einen Spalt noch communicirenden 'Anlagen der Luft- und Speiseröhre trennen sich dann durch eine in caudocranialer Richtung fortschreitende Abschnürung bis auf die zum Kehlkopfeingang werdende Spalte. Der Kehlkopf entsteht aus einer Anschwellung des Anfangsstückes der Luftröhre, in welchem bald, ebenso wie in der Luftröhre selbst, Knorpeln auftreten. Der Kehldeckel bildet sich durch Wucherung an der Innenfläche des 3. Visceralbogens. Die Kehlkopfhöhle ist vorübergehend durch Epithelwucherung verstopft.

Die primitiven Lungenschläuche verjüngen sich an ihrer Abgangsstelle von der Luftröhre, während sich ihr freies Ende kolbenförmig verdickt und epitheliale Ausstülpungen in die Bindegewebshülle treibt, die sich blasig erweitern. Damit bekommt die Lungenanlage Drüsenbau und ist beiderseits assymetrisch, indem sie linkerseits meist drei, rechterseits aber meist vier oder fünf Knospen bildet, durch welche die Grundlage für die Hauptlappen der linken und rechten Lunge gegeben ist (Fig. 121). Die weitere Sprossung geschieht nach dichotomem

Typus dadurch, dass jedes kugelige Endbläschen oder primitive Lungenbläschen in zwei neue Lungenbläschen durch eine an seiner Convexität einschneidende Furche getheilt wird, welche Theilung sich auch auf den Stiel des Bläschens fortsetzt (Fig. 122). So entsteht das vielfach verästelte, mit dem linken und rechten Hauptbronchus in die Luftröhre mündende Bronchialsystem (Pferd, Raubthiere), zu welchem sich bei den Artiodactylen noch der rechte, direct von der Luftröhre abgehende eparterielle Bronchus gesellt.

Die feinen Endzweige der Bronchien führen in die kolbigen Lungenbläschen. Diese liegen anfangs nur an der Oberfläche der Lunge um die Bronchien herum, später treten sie auch im Innern der Lunge auf.

Während dieser Sonderungen wachsen die sich bedeutend vergrössernden Lungen nach rückwärts und fassen schliesslich das Herz zwischen sich.

Die Lungenalveolen entstehen in Gestalt massenhafter, an den Enden des Bronchialbaumes und der primitiven Lungenbläschen auftretender Ausbuchtungen, die durch weite Oeffnungen mit dem Alveolengang communiciren. Ihre epitheliale, zuerst cylindrische oder cubische Auskleidung plattet sich in Folge des Athmens beim Neugebornen rasch ab und besteht aus kleinen gekörnten und hellen grossen endothelartigen flachen Zellen. In den Bronchien bleibt das Epithel cylindrisch oder cubisch und erhält einen Besatz von Flimmhaaren.

Der Bindegewebsüberzug der Lungen liefert, abgesehen von der Lungenpleura und vom interstitiellen Bindegewebe, auch die glatte Musculatur und die elastischen Fasern der Lunge.

c) Anhangsdrüsen des Mitteldarmes: Leber, Bauchspeicheldrüse.

Vom Schlunde bis zum Ende des Zwölffingerdarmes ist der Darm, abgesehen von seinem dorsalen Gekröse, noch durch ein ventrales Gekröse an die Bauchwand angeheftet, in welchem das Herz mit den Endstücken der venae omphalomeseraicae und der vena umbilicalis sowie die Leber nebst Ausführungsgang und Gefässen entstehen.

Die das Herz dorsal und ventral an seine Umgebung anheftende Platte heisst Herzgekröse und zerfällt in das dorsal vom Herzen gelegene Mesocardium dorsale und ventral von demselben gelegene Mesocardium ventrale. Beide sind gelegentlich der Schilderung der Herzbildung noch weiter zu berücksichtigen. Auf das Mesocardium ventrale folgt in caudaler Richtung das ventrale Gekröse des Darms und geht von der kleinen Curvatur des Magens und vom Duodenum zur ventralen Rumpfwand. Weil in ihm die erste Anlage der Leber auftritt, heisst es auch Leberwulst oder Vorleber. Es scheidet als bindegewebiges, aus visceralem Mesoblast bestehendes Septum in

---

1) Letztere geht nach manchen Autoren aus dem Epithel der Lunge hervor.

der Länge seines Verlaufes das Cölom in eine rechte und linke Hälfte (Fig. 123).

Im ventralen Darmgekröse legt sich die Leber sehr früh (beim Schafe zwischen 17. und 18. Tag) als paarige Ausstülpung des Duodenums dadurch an, dass an dessen ventraler Wand dicht hinter dem spindelförmigen Magen nach einander zwei Epithelschläuche ein-

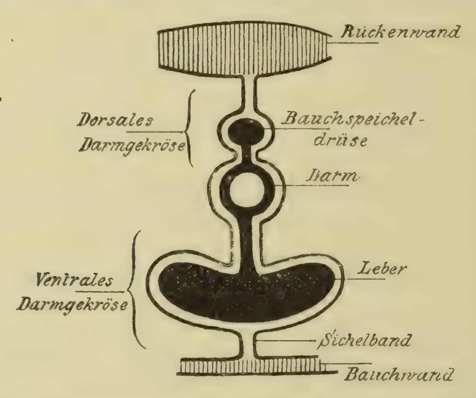


Fig. 123. Schema des Darmquerschnittes in der Lebergegend. Zur Zeit der ersten Anlage der Leber.

wuchern, von denen zuerst der linke, dann der rechte auftritt (siehe auch Fig. 103). Diese »primitiven Leberschläuche« sind die Anlage für die beiden Hauptlappen der Leber. Sie treiben solide, sich netzartig miteinander verbindende Sprossen und bedingen dadurch

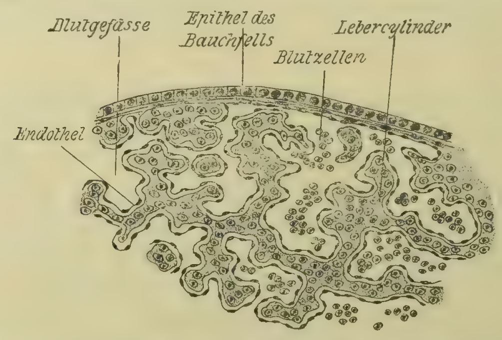


Fig. 124 Schnitt durch den Leberrand von einem Schafembryo von 22 Tagen, der in der Entwicklung zwischen Fig 63 und 65 steht. Vergrösserung ca. $^{100}/_{1}$.

den von dem reinen schlauchförmigen Typus abweichenden eigenthümlichen Bau der Leber. Beide Leberlappen verschmelzen dann mit einander. In dem diese »Lebercylinder« tragenden bindegewebigen Stützgerüste entstehen gleichzeitig von der von beiden Leberschläuchen umfassten Vena omphalomeseraica her Blutgefässe (Fig. 124). Die Leber vergrössert sich nun rasch zu einem voluminösen, beiderseits in die

Leibeshöhle vorspringenden Organ indem ihre epithelialen Theile durch immer neue Sprossenbildung vermehrt werden. Die Ausbuchtung der Duodenalwand, in welche die beiden primitiven Leberschläuche münden, wächst canalartig zum Gallengang aus, und mit dessen Längenzunahme erscheint die Leber mehr und mehr als selbständig abgegliederte Anhangsdrüse des Darms.

Die bei den Hausthieren nur dem Pferde fehlende Gallenblase entsteht als Aussackung des Gallenganges. Ein Theil der epithelialen Lebercylinder wird zu Gallengängen dadurch, dass sich deren Zellen unter Annahme cubischer oder cylindrischer Formen verkleinern und um eine axiale Lichtung ordnen; ein Theil der Cylinder bildet sich zurück mit Ausnahme der an der Leberpforte gelegenen, theils netzförmigen, theils blindendigenden Gallengänge.

Der Rest der Epithelstränge wird zu den Leberzellen und bildet das secernirende Epithel der Leber. Ueber die Bildung der bei den verschiedenen Thieren wechselnd deutlichen »Leberinseln« fehlen Angaben.

Das ventrale Darmgekröse bildet um die einwachsende Leber einen Bauchfellüberzug und liefert das von der cranialen, convexen Leberfläche in sagittaler Richtung zum Nabel ziehende und in seinem freien Rande die später obliterirende Nabelvene (ligamentum teres) enthaltende Sichelband der Leber (Fig. 123).

Der von der caudalen Leberfläche und von der Leberpforte zum Duodenum und der kleinen Curvatur des Magens verlaufende Rest des ventralen Darmgekröses enthält den Ductus coledochus, die Leberarterie und Pfortader wird zum kleinen Netz oder dem ligamentum hepatogastricum (siehe Fig. 107).

Ueber die Entstehung des Kranzbandes der Leber siehe unter Zwerchfell.

Die embryonale Leber entwickelt sich anfangs ganz symmetrisch und nimmt allmählich eine senkrechte Stellung hinter dem Zwerchfell ein. Sie wächst zu beträchtlicher Grösse heran, füllt in gewissen Zeiten fast die ganze Bauchhöhle aus und ist, weil sie von der von den Eihäuten zum Herzen des Embryo zurückströmenden Blutmasse ganz oder theilweise passirt wird (siehe embryonaler Kreislauf) sehr blutreich. Die Gallenabsonderung setzt erst relativ spät ein und führt zur galligen Färbung des Meconiums oder Fruchtkothes

Später bleibt der linke Leberlappen an Wachsthum hinter dem rechten zurück. Nach der Geburt verkleinert sich die Leber in Folge des durch die Athmung veränderten Blutstromes und ihr Volumen reducirt sich dem Körper gegenüber sehr beträchtlich.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht (siehe Fig. 103 u. 123) meist der Leberanlage gegenüber und wächst nach Art einer acinösen Drüse in das dorsale Mesenterium ein (Fig. 105). Sie liegt bei den Hausthieren zeitlebens ganz (Wiederkäuer, Fleischfresser) oder theilweise (Pferd, Schwein) im ligamentum hepatoduodenale. Die Mündung des Ductus pancreaticus major rückt der Mündung des Ductus choledochus immer näher und verbindet sich schliesslich mit letzterem. Der Ductus

pancreaticus minor mündet, wo er überhaupt vorhanden ist, stets gesondert in das Duodenum (Wiederkäuer, Schwein, Hund). Das Pancreas ensteht bei diesen Thieren aus zwei nachträglich verschmelzenden Anlagen.

C. Organe und Systeme des Mesoblasts.

XII. Kapitel. Entwicklung der Bindesubstanzen, der Blutgefässe, des Blutes, der Lymphgefässe und Lymphknoten.

Gleich nach dem ersten Auftreten des Mesoblasts (siehe Cap. V.) wurde an demselben unterschieden:

a) der epitheliale rasch zum Primitivstreifen in caudaler Richtung auswachsende Primitivknoten aus welchen kopfwärts der ebenfalls epitheliale Kopffortsatz hervorsprosst, um sich dann in complicirter Weise (Canalisirung, schlitzförmige Eröffnung an der Bauchseite, Rinnenbildung, Einlagerung in den Darmentoblast und endliche theilweise Abschnürung von demselben) zur Chorda dorsalis umzubilden, welche sich schweifwärts aus der Achse des Primitivstreifs (Primitivstreifentheil der Chorda), kopfwärts durch ein kurzes rinnenförmig aus dem Darmentoblast abgeschnürtes Stück (Chordaentoblast) ergänzt.

b) Das vom Primitivknoten und den Flanken des Primitivstreifs einerseits und vom Darmentoblast andererseits producirte und anfänglich nur aus vereinzelten vielgestaltigen Zellen und Zellengruppen betehende Mesenchym (Figg. 22, 25).

Unter lebhafter Vermehrung seiner Zellen breitet sich das Mesenchym allseitig zwischen den beiden primären Keimschichten aus. Sein Bau wird compacter; durch die Cölom- und Ursegmentbildung, sowie durch die Scheidung der Ursegmente in Haut- und Muskelplatten und in axiales Mesenchym erhält es rasch eine complicirtere Gliederung. Es umhüllt nun nicht nur die axialen in ihm gelegenen Organe, sondern folgt auch als parietaler und visceraler Mesoblast allen Aus- und Einstülpungen der primären epithelialen Keimschichten und umhüllt, wie wir schon sahen, allmählich sämmtliche durch Abschnürung aus denselben hervorgegangenen Primitivorgane: Medullarrohr, Darmrohr nebst Anhängen, Nasen- und Ohrgrübchen resp. Bläschen, Augenbecher. Es liefert somit bindegewebige Hüllen um alle epithelialen Organe des Körpers und zugleich die Wand des Darmes und seiner Anhänge, sowie die Grundlage der embryonalen Anhänge (Nabelblase, Amnion, amniogenes Chorion, Allantois). Je complicirter sich die Gliederung des Embryo und seiner Anhänge durch Ein- und Ausstülpungen gestaltet, um so complicirter wird auch die Anordnung des Mesenchyms.

Anfänglich nur aus vereinzelten oder locker angeordneten, vielfach durch verzweigte Ausläufer verbundenen Zellen bestehend, zeigt das Mesenchym den Bau des embryonalen Binde- oder Gallertgewebes,

wandelt sich aber bald mit Ausnahme des Glaskörpers und des Gallertgewebes des Nabelstrangs dadurch, dass seine Zellen collagene Fasern ausscheiden, deren Zahl rasch zunimmt, in ein, je nach dem Alter des Thieres, bald mehr aus Zellen, bald mehr aus Fasern bestehendes fibrilläres Bindegewebe um. Bei sehr wechselnder Art seiner Faseranordnung findet dieses eine sehr vielseitige Verwendung (Lederhaut, Zahnsäckchen, Haarbälge, Propria der Schleim- und serösen Häute, z. Th. bindegewebige Grundlage der Eihäute; Muskel- und Sehnenscheiden, Sehnen, Muskelbinden, Propria der Drüsen — mit Ausnahme des aus der Membrana prima hervorgegangenen structurlosen Theils der Glas- oder Basalhäute der Hautdrüsen, der Haarbälge und der Gefässhaut des Centralnervensystems —; Hirn- und Rückenmarkshäute; das interstitielle Bindegewebe aller Organe).

Durch Ausscheidung von Elastin kann es zwischen den faserigen Elementen des Bindegewebes zur Bildung elastischer Fasern und Platten in wechselneer Zahl und Dicke kommen; durch Aufnahme von Fett können Zellen des interstitiellen Bindegewebes sich in Fettgewebe umwandeln.

In gewissen Regionen des embryonalen Bindegewebes scheiden die Zellen Knorpelsubstanz oder Chondrin ab, und es wird Knorpelgewebe gebildet. Dadurch entstehen widerstandsfähigere Theile, die sich schärfer gegen ihre bindegewebige Umgebung modelliren und zu einem Stützgerüste für den Körper werden, das gleichzeitig als eine Art Schutzorgan besonders wichtige Organe (Centralnervensystem, gewisse Sinnesorgane, Eingeweide) mehr oder weniger vollständig umhüllt, gleichzeitig den Muskeln Ansatz gewährt und so zum passiven Bewegungsapparate wird. Ausser zur Bildung dieses Knorpelskeletes werden Knorpel noch dazu verwendet häutige Röhren klaffend zu erhalten (Kehlkopf, Luftröhre und ihre Verzweigungen) oder sie dienen als elastische, mehr oder weniger bewegliche Stützen für aus Hautfalten gebildete, im Dienste von Sinnesorganen stehende Hilfs- oder Schutzorgane (Lider, Nüstern, Ohrmuschel).

Knorpel- sowohl als Bindegewebe können endlich unter Ablagerung von Kalksalzen in Knochengewebe umgewandelt werden. Das dadurch gebildete Knochenskelet der Wirbelthiere ist ausgezeichnet durch complicirte Gliederung und grosse Widerstandsfähigkeit.

Durch Lücken- und Röhrenbildungen entstehen im Mesenchym sehr früh Canalsysteme zur Verbreitung flüssiger, später zellenhaltiger Ernährungsmaterialien in dem an Grösse und an Compactheit der Structur zunehmenden Embryonalkörper: die Blut- und Lymphgefässe. Durch nachträgliche Betheiligung glatter Musculatur am Aufbau der Gefässwände wird die Circulation und Vertheilung dieser Säfte in wesentlicher Weise unterstützt. Durch besondere Entwicklung der Musculatur an einer bestimmten Stelle entsteht das den gesammten Inhalt des Gefässsystems in stetiger geordneter Bewegung erhaltende Centralorgan, das Herz. Die im Blute und in der Lymphe befindlichen Zellen (Blutzellen,

Leucocyten) werden theils von gewissen Zellen der Gefässwand aus (rothe Blutzellen), theils (Lymphzellen, Leucocyten, Wanderzellen) in besonderen Geweben (dem reticulären Bindegewebe) oder Organen (den Lymphknoten) gebildet und aus denselben von der Lymphe ausgeschwemmt und dem Blute zugeführt. Oder ein Theil derselben wandert in den Geweben umher, bildet in ihrem Körper Pigment und führt dadurch zu den bei den Haussäugethieren weit verbreiteten Pigmentirungen der Lederhaut und durch Einwanderung in die Epidermis zu Pigmentirungen der letzteren und ihrer Anhangsorgane, der Haare, Hufe, Klauen, Hörner.

Die aus dem Mesenchym entstehende Musculatur scheidet sich in glatte und quergestreifte Musculatur.

Als epitheliale Bildungen liefert das Mesenchym das Epithel des Herzbeutels, das Epithel der Brust- und Bauchhöhle und das Epithel des Harngeschlechtsapparates (Epithel der Keimdrüsen, Ei- und Samenzellen, Vor- und Urniere) mit Ausnahme des caudalen Theiles des Urnierenganges und der aus ihm entstehenden Niere.

1. Erste Anlage der Blutgefässe und des Blutes.

Bei den vielen, trotz zahlreicher Untersuchungen über diese schwierige Frage noch herrschenden Unklarheiten und Widersprüchen beschränke ich mich auf die Schilderung der wesentlichen Punkte, wie mir solche Untersuchungen am Schafe, das von allen Haussäugern die übersichtlichsten Verhältnisse bietet, ergaben.

Die erste Anlage der Blutgefässe erscheint ausserhalb des Embryo auf der Nabelblase rings um deren Insertion am Darme herum in Gestalt von Lücken, die zwischen dem einschichtigen Nabelblasenentoblast und dem ebenfalls einschichtigen, die Nabelblasenwand bildenden, visceralen Mesoblast ausgepaart und von den Mesenchymzellen des visceralen Mesoblasts allmählich umscheidet werden.

Zur Zeit des Amnionverschlusses (zwischen 15. und 16. Tage nach der Begattung) und nach eingetretener Trennung der Nabelblase vom amniogenen Chorion treten (siehe Fig. 30) einzelne Zellen der bindegewebigen Nabelblasenwand durch feine Fortsätze als »Haftzellen« mit dem Nabelblasenentoblast in innigere Verbindung. Die zwischen den Haftzellen gelegenen, anfänglich noch wenig vorgebuchteten Strecken des visceralen Mesoblasts buchten sich unter reger Vermehrung ihrer Zellen sehr bald rinnig aus. Die vom visceralen Mesoblast umschlossenen Lücken vergrössern sich dadurch und werden, da auch die Haftzellen sich theilen und ihre Abkömmlinge sich zwischen Nabelblasenentoblast und die mesenchymatöse Lückenwand einschieben, in geschlossene, kurze, netzförmig miteinander anastomosirende Gefässe mit einschichtiger aus sehr flachen Zellen, den späteren Endothelien, bestehender Wand umgewandelt. Diese liegen dem ebenfalls einschichtigen Entoblast auf,

der sich, wie aus den senkrechten Theilungsebenen seiner Zellen hervorgeht, nicht am Aufbau der Röhren betheiligt.

Zwischen den Wänden dieser netzförmig angeordneten, nur aus Endothelzellen bestehenden »primitiven Blutgefässe« findet man von Anfang an noch vereinzelte Mesenchymzellen, die nicht zur Bildung von Endothel verwendet wurden, die »intervasculären Zellen«. Durch rege Theilung dieser Zellen kommt es zur Bildung einer mesenchymatösen Umhüllung der primitiven Gefässe, während die Gefässanlagen in der beschriebenen Weise allmählich sich über die Nabelblasenoberfläche peripher weiter ausbreiten. Zu den diese Mesenchymscheide bildenden Zellen gesellen sich später weitere, zum Theil dem axialen Mesenchym entstammende und zum Theil seitens der Cölomepithelien der Darmseitenplatte gelieferte Zellen (siehe Fig. 44 und

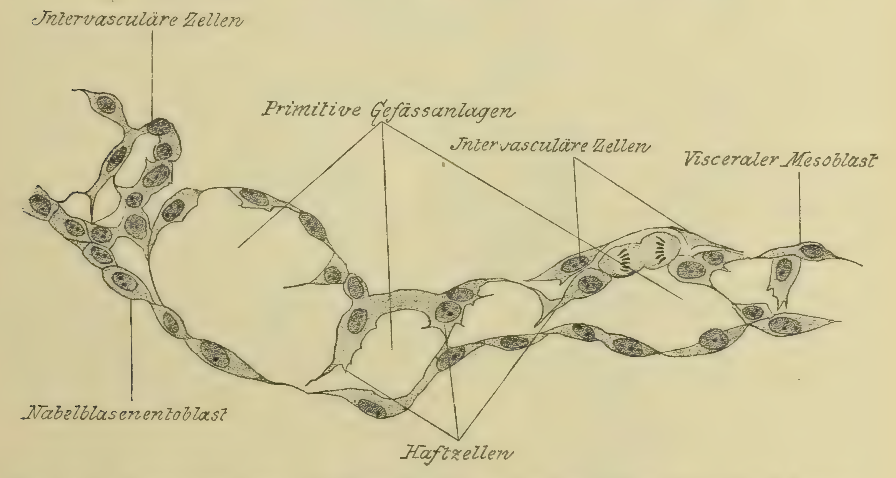


Fig. 125. Querschnitt durch die Nabelblase vom Embryo in Fig. 33. Erste Anlage der Blutgefässe. Vergrösserung $^{305}/_{1}$.

45 bei *) und schliesslich erhalten die primitiven Gefässe eine vollständige Mesenchymscheide und werden so zu secundären Gefässen. Gleichzeitig werden sie durch Verdickung der ganzen Mesenchymlage, in welcher sie verlaufen, vom Nabelblasenentoblast abgehoben. (Fig. 126.)

Die Gefässbildung erreicht, sich peripher über die spindelförmige Nabelblase ausbreitend, zwar deren Gegenpol, schreitet aber in der Längsachse der Nabelblase nicht weit über die nächste Umgebung des Embryo hinaus fort. Die Nabelblase wird somit bei den Wiederkäuern niemals in ganzer Ausdehnung vascularisirt. Die Gesamtheit der auf der Nabelblase vorhandenen Gefässe bezeichnet man als Gefässhof. Dieselbe Art und Weise der Blutgefäss-Anlage und ihres Einschlusses durch ein theils von intervasculären Zellen, theils durch ein, seitens des Cölomepithels am parietalen Mesoblast geliefertes, Mesenchym findet sich

auch auf dem Amnion (s. Fig. 30, 45, 101 und 127), doch bilden sich da alle Gefässanlagen, ohne jemals Blut zu enthalten, wieder zurück und nur die Anlage der medial von der Amnioswurzel verlaufenden Nabelvene (siehe Fig. 45) geht einer weiteren Function entgegen.

Die Gefässe im Embryo sollen nach den Einen durch Einwachsen

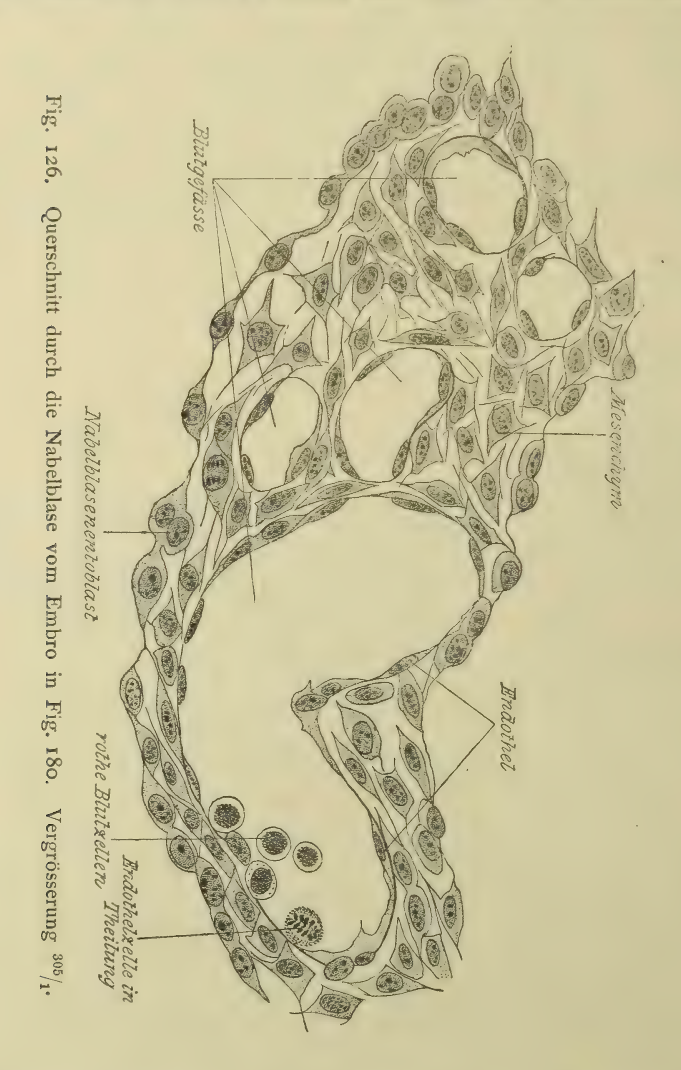


Fig. 126. Querschnitt durch die Nabelblase vom Embro in Fig. 180. Vergrösserung $^{305}/_{1}$.

der primitiven Blutgefässe des Gefässhofes in den Embryo längs des Nabelblasenganges entstehen. Andere dagegen treten für eine selbstständige Entstehung der die Endothelwand der primitiven Embryonalgefässe aufbauenden Zellen im Embryo selbst ein. Das aus diesen Zellen entstandene Endothelsäckchen des Herzens und die primitiven Embryonalgefässe sollen sich dann nachträglich mit den exoembryo-

nalen Gefässen in Communication setzen. Eine sichere Entscheidung dieser Frage ist zur Stunde kaum möglich.

Ich finde, dass bei Schafembryonen die embryonalen Gefässe später als die des Gefässhofes auftreten. Bei Embryonen mit zwei Ursegmenten sieht man im Bereiche der hufeisenförmigen Anlage der Pleuropericardialhöhle zwischen Darmentoblast und der späteren Herzplatte die ersten Spuren der Gefässanlagen im Embryo in Gestalt vereinzelter, vielgestaltiger, runder oder verästelter, meist in Längs- und Querschnitt spindelförmiger Zellen, deren Herkunft mit Sicherheit nicht festzustellen ist (Fig. 127). Wahrscheinlich entstammen sie in loco entstehend dem visceralen Mesoblast (oder der Herzplatte; siehe auch die Figuren 37, 38, 39). Für ihre Ableitung von den Gefässen der Nabelblase oder ihres Stieles kann ich keine Anhaltspunkte finden. Diese Zellen vermehren sich dann rasch durch Theilung, und breiten

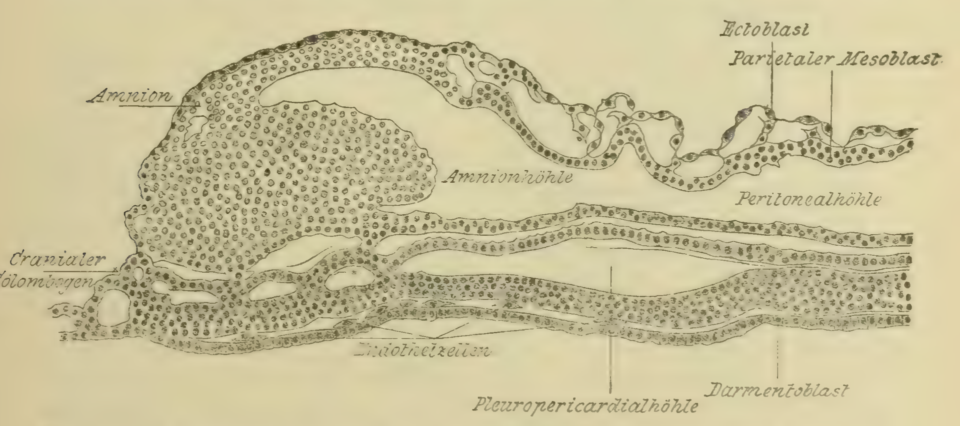


Fig. 127. Längsschnitt des in Fig. 35 abgebildeten Schafembryos etwas lateral von der Medianebene durch die Pleuropericardialhöhle. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.
Der Schnitt tangirt am Kopfe das Amnion. Die Spalträume, welche später die einheitliche Pleuropericardialhöhle bilden, sind noch getrennt.

sich in longitudinaler und transversaler Richtung weiter zwischen visceralem Mesoblast und Darmentoblast aus, verbinden sich zu Gruppen und formieren (Fig. 40 und 41) den Endothelschlauch des Herzens und die Endothelwand der primitiven im Embryo auftretenden Gefässe in derselben Weise, wie wir diese Vorgänge auf der Nabelblase verfolgt haben. Bald sieht man sie auch mit den Gefässen der letzteren anastomosiren. Die embryonalen Gefässe erhalten dann seitens des axialen Mesenchyms (Fig. 40, 44, 45, 53 und 101) und des Mesenchyms der Urniere eine bindegewebige Scheide, während der Endothelschlauch des Herzens von der Herzplatte umschlossen wird (siehe Fig. 128).

Dass die primitiven Gefässe im Embryo und im Gefässhofe durch eine von manchen Autoren beschriebene Bildung solider, nachträglich sich aushöhlender Zellsprossen weitere Seitenästchen treiben, habe ich

nicht gesehen, will aber die Möglichkeit des Vorganges damit nicht in Abrede stellen. Im Allgemeinen liegen diese Vorgänge, da die Bildung der rothen Blutzellen beim Schafe relativ spät nach Anlage der primitiven Gefässe einsetzt und die letzteren 2—3 Tage lang als leere oder nur mit Flüssigkeit erfüllte Röhren bestehen, sehr übersichtlich.

Die Bildung der rothen Blutzellen geht von den Endothelien aus und wird zuerst im Gebiete des Gefässhofes deutlich. Die Endothelzellen theilen sich nämlich (siehe die Fig. 126 rechts unten) und produciren dadurch vereinzelte kleine kugelige kernhaltige Zellen, die anfänglich farblos, allmählich durch Produktion von Blutfarbstoff einen gelblichen Schimmer annehmen. Durch die in den Gefässen circulirende Flüssigkeit werden dieselben von ihren Bildungsstellen abgeschwemmt und durch den Kreislauf in der Gefässbahn vertheilt, in der sie sich dann selbständig durch Theilung vermehren. So füllt sich allmählich das ganze Gefässssystem mit Blut. Das Blut ist somit ein Produkt des Endothels, und da letzteres aus Mesenchym hervorgegangen ist, ein Product der embryonalen Bindesubstanz. Die Stellen, an welchen die Endothelien zuerst Blutzellen liefern, liegen im Gefässhofe auf der Nabelblase und sind beim Schafe ganz vereinzelt; selten findet eine Production ganzer Blutzellenhaufen in Gestalt kleinster rother Flecken im Gefässhofe statt. Solche Stellen werden dagegen beim Kaninchen und Hunde in massigerer Entwickelung gefunden und als Blutinseln bezeichnet. Im Gegensatze zu dieser Schilderung entstehen nach Anderen die Blutgefässe der Säugethiere, die übrigens darauf hin nur beim Kaninchen genauer untersucht sind, als solide Zellstränge. Diese sollen sich in eine Endothelwand und die, gleich in Gestalt ganzer Klumpen, als Blutinseln, massenhaft auftretenden rothen Blutzellen scheiden, nach deren Abschwemmung durch den Kreislauf die Gefässe ihre Lichtung erhalten.

Die Mesenchymscheide der secundären Gefässe differenzirt sich später in die Elemente der eigentlichen Gefässwand (glatte Musculatur, elastisches Gewebe) und die bindegewebige Adventitia. Nur die Capillaren beharren bei ihrer primitiven Entwicklung und bestehen zeitlebens aus einer Endothelwand, zu der sich an den sogenannten Uebergangscapillaren noch eine dünne Bindegewebsscheide gesellen kann.

2. Das Herz

entsteht aus paariger Anlage rechts und links vom Kopfe. Gleichzeitig mit der Abgrenzung der ersten Ursegmente findet man im Mesenchym der Parietalzone die uns schon bekannte, das unsegmentirte Kopfgebiet hufeisenförmig umkreisende Spalte, die erste Anlage der bei Embryonen mit fünf Ursegmenten (siehe Figg. 35 und 58) auch äusserlich auffallenden Pleuropericardialhöhle. Sie communicirt caudalwärts mit der inzwischen gebildeten Peritonealhöhle (Fig. 127), ist aber lateral durch eine Mesenchymbrücke gegen das exoembryonale Cölom abgeschlossen.

Als Beispiel der Herzbildung soll, da selbe bei den übrigen Hausthieren ungenügend untersucht ist, und, wie es scheint, nicht unbeträchtliche Abweichungen in den ersten Stadien zeigt, das Kaninchen dienen.

Bei Embryonen mit noch ganz seichter vorderer Darmbucht fallen noch vor Bildung der Darmfalten in Querschnitten die im Bereiche der Parietalzone paarig auftretenden Herzanlagen in Gestalt von dorsalwärts rinnenförmig in die Pleuropericardialhöhle vorspringenden Ausbuchtungen des visceralen Mesoblasts oder der Herzplatte auf, in denen die Endothelzellen bereits eine Röhre bilden (Fig. 128*A*). Die rinnenförmige Herzplatte geht jederseits lateral durch eine Mesoblastplatte

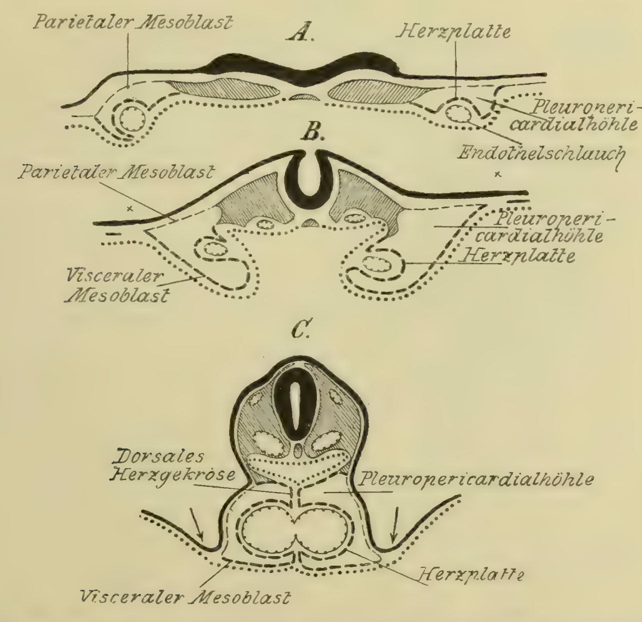


Fig. 128. *A*, *B*, *C* drei schematische Querschnitte durch Kaninchenembryonen um die Herzbildung zu zeigen. *A* und *B* nach Strahl.

in den parietalen Mesoblast über, und beide hängen seitwärts mit ungespaltenem Mesoblast zusammen.

Mit der Bildung der Darmfalten rücken sich dann die beiden Herzanlagen näher und kommen, noch ehe die Darmfalten mit einander verwachsen, ventral unter den Kopf zu liegen (Fig. 128*B*). Schliesslich berühren sich die Kuppen der Darmfalten und verschmelzen mit ihren respectiven Entoblastplatten in der ventralen Medianlinie. Dann liegen unter der geschlossenen vorderen Darmhöhle zunächst noch zwei vollständig getrennte Pleuropericardialhöhlen nebst den von ihnen umschlossenen rinnigen Herzanlagen und ihren Endothelschläuchen (Fig. 128*C*). Die, beide Herzhälften noch trennende Scheidewand be-

steht dann aus dem Reste der schon in Rückbildung begriffenen, mit einander verwachsenen Entoblastplatten und dem in den visceralen Mesoblast umbiegenden Theil der Herzplatte. Nach Schwund dieser Scheidewand vereinigen sich die beiden Herzplatten. Die Herzplatten verwachsen nämlich an der ventralen Seite mit einander und lösen sich von der späteren vorderen Wand der Pleuropericardialhöhle, mit welcher sie durch ein kurzes ventrales Gekröse vorübergehend zusammenhängen (Fig. 128 *C*), ab. Die inzwischen einander ebenfalls bis zur Berührung genäherten Endothelröhren formieren dann unter Schwund der Berührungsstelle einen einfachen Endothelschlauch. Nun liegt der einfache spindelförmige, an seiner dorsalen Seite durch ein kurzes Mesocardium dorsale mit dem visceralen Mesoblast in Zusammenhang stehende, primitive Herzschlauch in der ebenfalls einfachen Parietalhöhle, deren ventrale Wände aus visceralem Mesoblast und Entoblast bestehen.

Die Herzplatte liefert in Gestalt langgestreckter Zellen das Myocardium und Epicardium. Noch ehe die Herzwand die Structur von Muskelfasern zeigt, sind am Herzen regelmässige Contractionen bemerkbar. Das Endothelrohr wird zum Endocardium. Während dieser Vorgänge findet eine Trennung zwischen der mesoblastischen Wand der Pleuropericardialhöhle mit dem lateralen Mesoblast statt (Fig. 128 *B* unter ×).

Das vordere Ende des spindelförmigen Herzschlauches setzt sich in den kurzen unpaaren, unterhalb der vorderen Darmhöhle nach vorne verlaufenden Truncus arteriosus fort. Im Bereiche des Kieferbogens theilt sich derselbe und umfasst die vordere Darmhöhle mit zwei Gefässbogen, die dann zwischen Darmentoblast und den Ursegmenten rechts und links von der Chorda — siehe die Figuren 40 und 44 — in der Längsachse des Embryo bis zum Schweifende verlaufen und primitive Aorten heissen. Sie geben beiderseits die paarig angeordneten Omphalomesenterial- oder Nabelblasenarterien ab, durch welche das Blut in Folge der Herzcontractionen entweder zuerst in ein das Gefässnetz der Nabelblase umkreisendes Randgefäss, den Randsinus oder den Sinus terminalis (Kaninchen, Pferd) (Fig. 129) oder, im Falle seines Fehlens (Wiederkäuer, Schwein, Fleischfresser), durch directe zahlreiche Anastomosen in die Wurzeln der in das hintere Herzende mündenden beiden Nabelblasenvenen oder Omphalomesenterialvenen gelangt.

Neben dem Nabelblasenkreislauf entwickelt sich sehr bald ein zweiter, ebenfalls ausserhalb des Embryo auf dem Harnsack oder der Allantois sich etablirender Kreislauf (Fig. 57).

Dieser Allantoiskreislauf wird durch die aus den beiden Endästen der primitiven Aorten entspringenden beiden Nabel- oder Umbilicalarterien gespeist. Aus dem Gefässnetze, welches die als Ausstülpung des Hinterdarmes entstehende Allantois umspannt, wird dann das Blut zuerst durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen zurückgeführt.

Allantois- und Nabelblasenkreislauf stehen bezüglich ihrer Entwicklung zu einander im umgekehrten Verhältnisse. Während jener noch klein und unbedeutend ist, besteht dieser in voller Ausbildung, unterliegt dann aber bald mit dem weiteren Wachsthum der Allantois einer mehr oder weniger weitgehenden Rückbildung, und kann mit der oft sehr bald eintretenden Reduction der Nabelblase völlig verschwinden

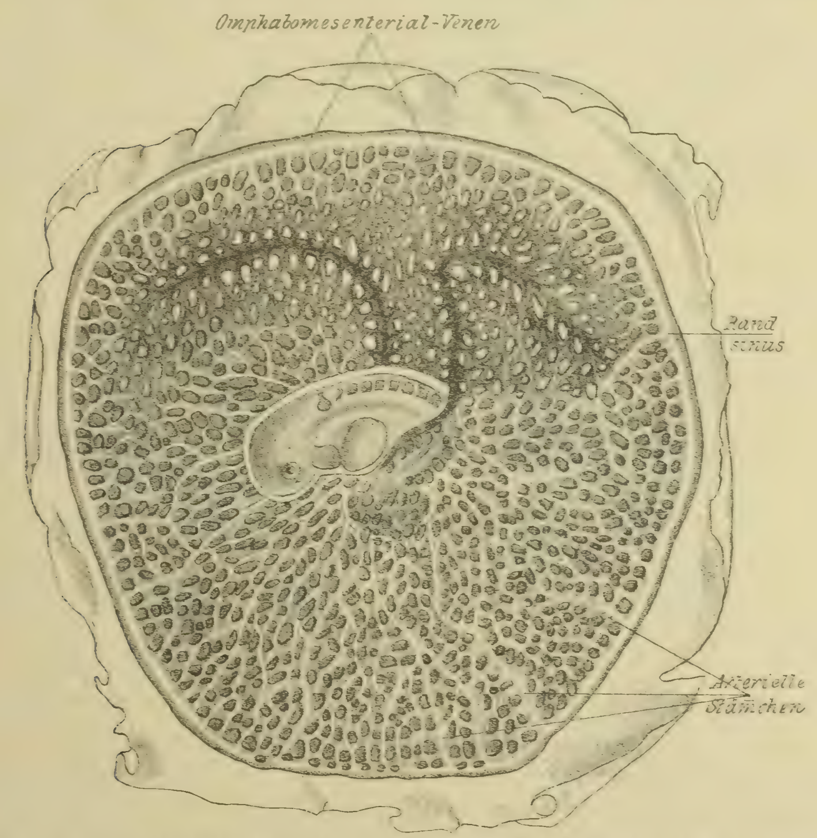


Fig. 129. Gefässhof der Nabelblase eines 9 Tage und 9 Stunden alten Kaninchens von der Entoblastseite her. Nach E. v. Beneden.

(Wiederkäuer, Schwein), während der Allantoiskreislauf sehr wichtige Functionen übernimmt.

Ueber die Bedeutung des Allantois- und Nabelblasenkreislaufs ist das Nähere im Kapitel über die Eihüllen und bei der Schilderung der Eihäute der einzelnen Typen nachzusehen.

Das spindelförmige, ventral vom Kopfe in der Halsregion gelegene Herz (siehe Fig. 59*B*) wächst nun rasch in die Länge und krümmt sich, um in der Pleuropericardialhöhle Platz zu finden, Sförmig zusammen (Fig. 64). Der hintere venöse Abschnitt kommt dabei dorsal, der ar-

terielle ventral zu liegen, während sich beide durch eine Einschnü rung, den Ohrcanal oder canalis auricularis (Fig. 132 *A*) gegen einander absetzen und nun als Vorhof (venöser Abschnitt) und Kammer (arterieller Theil) unterschieden werden können (Fig. 60).

Da das Herz gleichzeitig bedeutend an Grösse zunimmt, wölbt es die dünne Brustwand stark vor, schimmert durch dieselbe und liegt scheinbar ausserhalb des Embryo (s. Figg. 60, 63 u. 65).

Sehr bald stülpen sich (s. Fig. 131 bei ×) die Vorhofswände zu den Herzohren aus, welche dann den Truncus arteriosus von der dorsalen Seite her umgreifen und die Kammer bedecken.

Eine über die ventrale zur dorsalen Fläche der anfänglich einheitlichen Herzkammeranlage verlaufende seichte Furche, der Sulcus interventricularis (Fig. 131) markirt äusserlich die Scheidung in eine

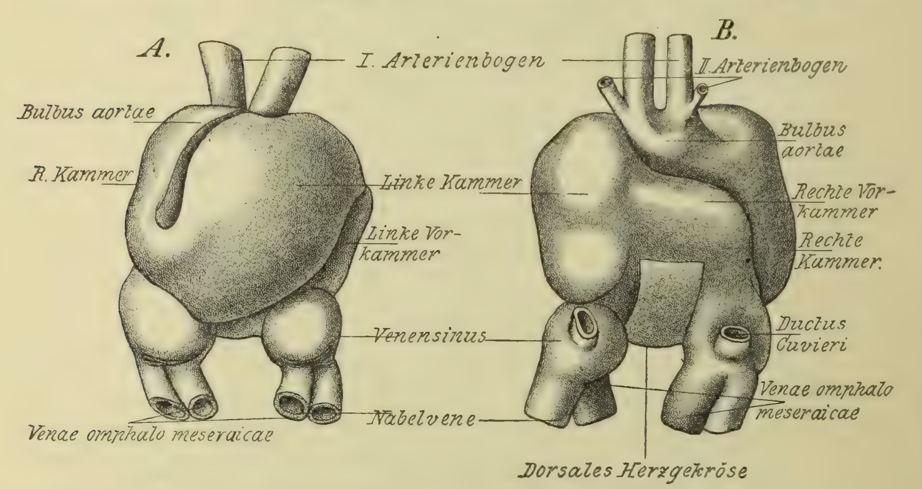


Fig. 130. *A* u. *B*. Modell des Herzens eines Kaninchenembryos von 0,95 *mm* Kopflänge, Vergrösserung $^{60}/_{1}$. Nach Born.

linke und rechte Herzkammer, welch' letztere sich kopfwärts in den erweiterten Anfang des Truncus arteriosus fortsetzt. Diese Stelle heisst jetzt Bulbus arteriosus. Zwischen Bulbus und Kammer liegt eine enge, als Fretum Halleri bekannte Einschnürung, in deren Bereich sich später die Semilunarklappen ausbilden (Fig. 131).

Schon am Sförmig gekrümmten Herzen findet man in der eigentlichen Herzwand Muskelfaserbündel. Das Myocardium verdickt sich dann im Bereiche der Vorhöfe gleichmässig, und wird hier von dem Endothelrohr unmittelbar überkleidet. Im Bereiche der Kammer dagegen lockert sich das Myocardium in eine Menge kleiner Muskelbälkchen auf, welche in den hier noch zwischen Endothelrohr und Myocardium bestehenden Spaltraum vorspringen und sich netzartig miteinander verbinden (s. Fig. 134 *A*). In die zwischen den Bälkchen gelegenen Buchten stülpt sich das Endothel ein und überzieht dann deren Wände und die Bälkchen selbst.

Auf dieser Entwicklungsstufe gleicht das Herz noch dem Zeitlebens nur aus einem venösen Vorhof und einer arteriellen Kammer bestehenden Fischherzen. Die Entwicklung der Lungen führt aber bei allen luftathmenden Thieren zur Theilung des Herzens und des Kreislaufs.

Zuerst bildet sich an der cranialen und dorsalen Wand des Vorhofs eine senkrechte Leiste, die primäre Vorhofscheidewand, welche an Grösse zunehmend als Septum atriorum den Vorhof schliesslich in eine rechte und linke, durch eine Oeffnung, das ovale Loch, mit einander communicirende, Hälfte scheidet (Fig. 132 *A*). In die rechte Hälfte entleeren sich die Omphalomesenterial- und Nabelvenen, sowie die Cuvier'schen Gänge (siehe unter Venensystem), nachdem sie sich vorher zum grossen Sinus venosus oder reuniens verbunden haben, durch eine weite, rechts und links durch eine Klappe flankirte Oeffnung (siehe Fig. 132 *A*).

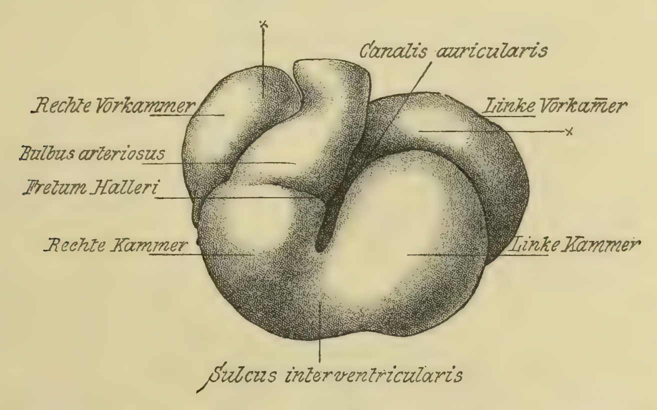


Fig. 131. Modell des Herzens eines Kaninchenembryos von 2,66 *mm* Kopflänge. Vergrösserung $^{60}/_{1}$. Nach Born

In den linken Vorhof mündet nur ein kleines Gefäss, die mit je zwei Wurzeln von je einer der eben in Bildung begriffenen Lungen herkommende Lungenvene.

Die nach abwärts wachsende Vorhofscheidewand scheidet schliesslich auch den Canalis auricularis in zwei Oeffnungen, die rechte und linke Atrioventricularöffnung (Fig. 132 *A* u. *B*).

Bald nach der Vorhofsscheidewand legt sich auch die Kammerscheidewand in Gestalt einer von der caudalen und dorsalen Wand nach der Kammerhöhle zu vorspringenden Falte an. Diese wächst mit ihrem freien nach oben gerichteten Rande gegen den Bulbus arteriosus und die quergestellte, anfänglich mehr in der linken Kammerhälfte gelegene, Atrioventricularöffnung zu, trifft die letztere, nachdem sie mehr nach rechts herübergerückt ist, in der Mitte und verlöthet mit ihren Rändern gerade der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber (Fig. 132 *B* und 133). Dadurch ist die Atrioventricularspalte ebenfalls in eine rechte und eine linke Atrioventricularöffnung geschieden worden,

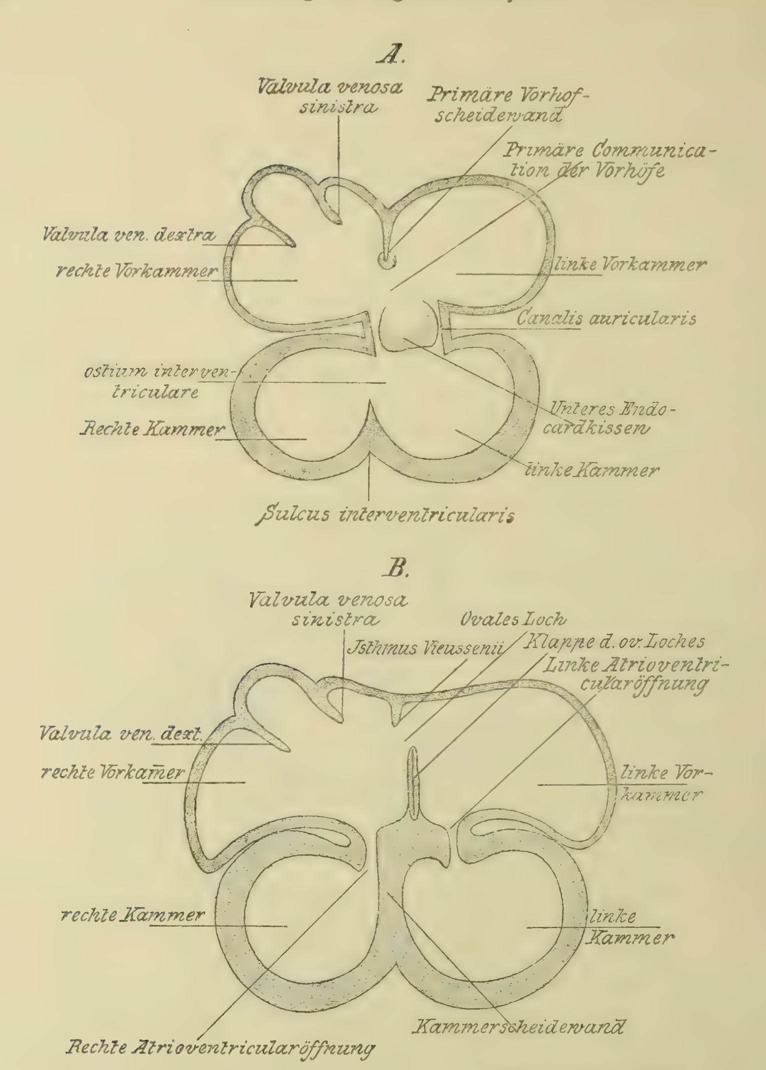


Fig. 132. *A* u. *B*. Zwei Schemata zur Herzbildung. Nach Born.

Die Schemata stellen im Allgemeinen schräg vom Kopf und der dorsalen Seite her nach ventralwärts und hinten gerichtete Schnitte durch das aufgerichtete Herz dar, in denen Theile, welche nie in einem und demselben Schnitte sich finden, zusammengerückt sind. Die Schnitte gehen durch die Atrioventricularöffnung, in welche im Schema *A* das untere Endocardkissen eingezeichnet ist. In *B* sind die Endocardkissen verschmolzen gedacht und ist demgemäss die Schnittfläche der verschmolzenen Endocardkissen angedeutet. Diese, sowie die Endocardverdickungen am unteren Ende der primären Vorhofsscheidewand sind heller gehalten als die dunklere Muscularis. Trabeculae carneae etc. sind im Interesse der Deutlichkeit weggelassen. In *A* ist das primäre Vorhofsseptum ausgebildet und noch undurchbrochen; in *B* dagegen unterbrochen und mit den verschmolzenen Endocardkissen verwachsen. Die Atrioventricularöffnungen trennen sich. Der Isthmus Vieussenii bildet sich eben. Das Kammerseptum trennt die Ventrikel und verschmilzt mit dem rechten Höcker des Endocardkissens.

durch welche das Blut aus den Vorhöfen in die linke und rechte Herzkammer geleitet wird (Fig. 132 *B*).

Wulstige, theils von der Scheidewand vorspringende, theils den lateralen Rand der Oeffnungen umsäumende Endocardialverdickungen, die Endocardkissen (Fig. 132 *A* u. 133), umschliessen die anfänglich engen Atrioventricularöffnungen. Aus ihnen geht der den Rand der Atrioventricularklappen bildende »membranöse Randsaum« hervor, verschwindet jedoch bald wieder. Die Atrioventricularklappen selbst

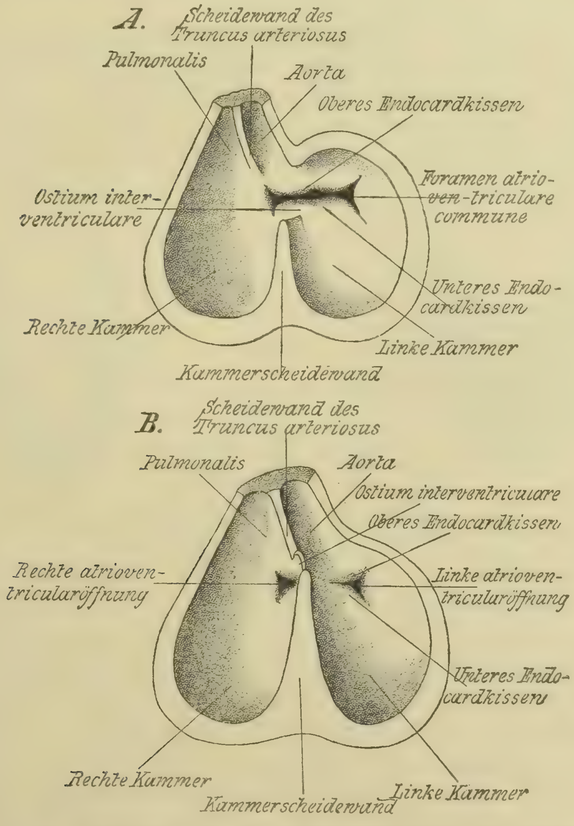


Fig. 133. *A* u. *B*. Schemata, um die Lageverschiebungen des Foramen atrioventriculare und die Trennung der Herzkammern und grossen Arterien zu zeigen. Nach Born.

Die Ventrikel sind halbirt gedacht, man sieht in die dorsale Hälfte hinein, Herzbalken etc. sind weggelassen.

A Herz eines Kaninchenembryos von 3,5—5,8 *mm* Kopflänge. *B* Herz von einem Kaninchenembryo von 7,5 *mm* Kopflänge.

bilden sich aus dem im Bereiche der Atrioventricularöffnungen verdickten und spongiösen Myocardium (Fig. 134).

Die spongiöse aus zahlreichen Balken bestehende Muskelwand des Herzens wird nämlich durch Verdickung der Balken und gleichzeitige

Ausfüllung der zwischen diesen gelegenen Buchten und Spalten gegen die Herzoberfläche zu immer dichter, während die Balken gegen die Atrioventricularöffnung zu immer dünner und damit die zwischen ihnen gelegenen Spalten immer weiter werden. Unter Rückbildung der Muskelbalken entstehen endlich aus dem restirenden interstitiellen Bindegewebe sehnige Platten, welche zusammt den an ihrem Insertionsrand befindlichen Endocardwülsten zu den Atrioventricularklappen werden.

Fast bei allen Haussäugethieren, namentlich aber beim Pferde und Rinde finden sich noch mehr oder minder ansehnliche Muskelreste Zeitlebens in den Zipfeln der Atrioventricularklappen vor.

Auch die an der unteren Fläche der Klappen sich ansetzenden Muskelbalken wandeln sich unter Schwund ihrer Muskelfasern in die Sehnenfäden um, und nur ihre am Herzfleische der Kammer befindlichen Enden verdicken und erhalten sich als Papillarmuskeln. Die Buchten und Balken des fertigen Herzens sind Reste des primitiven, grossentheils rückgebildeten Balkennetzes des embryonalen Herzens.

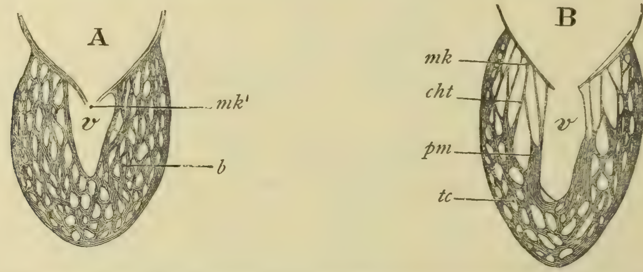


Fig. 134. Schemata zur Entstehung der Atrioventricularklappen. *A* früheres, *B* späteres Stadium. Nach v. Gegenbaur.

mk membranöse Klappe, *mk'* ursprünglicher Theil derselben, *cht* Chordae tendineae oder Sehnenfäden, *v* Kammerhöhle, *b* Balken, *tc* trabeculae carneae, *pm* Papillarmuskel.

Auch im Truncus arteriosus entsteht in Form zweier mit ihren Kanten verschmelzender und von oben gegen das Herz zu wachsender Leisten eine Scheidewand, welche sich nach abwärts mit der Kammerscheidewand verbindet (Fig. 133). Diese Verbindungsstelle entspricht dem dünnen Septum membranaceum des fertigen Herzens. Aeusserlich wird die durch Bildung dieser Scheidewand vollzogene Trennung des Arterienkegels in Aorta und Lungenarterie durch je eine Längsfurche markirt, welche sich vertieft, endlich beide Gefässe völlig scheidet und die Aorta der linken, die Lungenarterie der rechten Herzkammer zutheilt.

Noch vor dieser Trennung des Truncus arteriosus legen sich in demselben und zwar im Bereiche des Fretum Halleri die Semilunarklappen in Form von vier aus Gallertgewebe bestehenden und mit Endothel überzogenen Wülsten an.

Durch die sich am Truncus arteriosus vollziehende Scheidung werden zwei derselben halbirt (Fig. 135) und so jedem Gefässe je drei Klappen zugetheilt, welche durch Schrumpfung des Gallertgewebes ihre definitive taschenartige Form erhalten.

Die völlige Trennung der am Embryo durch das ovale Loch communicirenden Vorhöfe erfolgt erst mit Eintritt der Lungenathmung nach der Geburt.

Der Sinus reuniens wird noch während des Fötallebens allmählich in die Vorhofswand einbezogen und verschwindet damit als selbstständige Bildung. Die in ihn mündenden grossen Venen haben sich inzwischen in die beiden Hohlvenen und den Sinus coronarius umgebildet und münden jetzt direct in den rechten Vorhof. Von den beiden die Mündung des Sinus reuniens flankirenden Klappen erhält sich nur die rechte, im Bereiche der Mündung der hinteren Hohlvene und des Sinus coronarius gelegene, und sondert sich, beiden Gefässen entsprechend, in die grössere Valvula Eustachii und die kleinere, Valvula Thebesii.

Das gemeinsame Endstück der vier Lungenvenen wird unter bedeutender Ausweitung, ähnlich wie der Sinus reuniens, in die Wand der linken Vorkammer einbezogen, und es münden dann die vier Lungenvenen direct und jede selbstständig in den Vorhof.

Die Klappe des ovalen Lochs entsteht aus einer verdünnten,

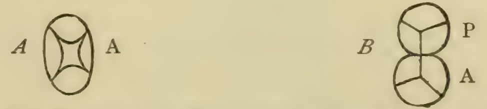


Fig. 135. *A* u. *B*. Schema zur Entwicklung der Aorten- und Pulmonalklappen. Nach v. Gegenbaur.
P = Pulmonalarterie, A = Aorta.

die hintere und untere Grenze des ovalen Lochs bildenden Stelle der Vorhofsscheidewand.

Der wulstige, nach vorn und oben gelegene Rand des ovalen Lochs wird zum Limbus Vieussenii oder dem Wulste des ovalen Lochs.

Der Verschluss des ovalen Lochs tritt nach der Geburt in der unter »embryonaler Kreislauf« geschilderten Weise ein. Die im Faserring des Aortenursprungs bei den Wiederkäuern vorfindlichen Herzknochen entstehen durch eine nach dem ersten Jahre einsetzende Verknöcherung der an dieser Stelle gelegenen »Herzknorpel«.

Sehr complicirt gestaltet sich die Bildung des Zwerchfells und die Scheidung der Pleuropericardialhöhle in Herzbeutel- und Brusthöhle.

Durch die Entwicklung des Herzens ist, wie wir sahen, die Pleuropericardialhöhle erweitert und ihre ventrale Wand beträchtlich vorgewölbt worden. Ihre ursprüngliche Communication mit der Bauchhöhle wird nun durch eine Querfalte, welche das Mündungsstück der Vena omphalomeseraica zum Herzen leitet, und in welcher später sämmtliche in die Sinus venosus des Herzens mündende Venen verlaufen, allmählich eingeengt (Fig. 136). Diese als Septum transversum in querer Richtung die beiden Seitenwandungen des Rumpfes verbindende und

zwischen den Venensinus und dem Magen gelegene Scheidewand hängt ausser mit dem Magen und den Venensinus auch noch mit dem ventralen Gekröse des Darms zusammen. In die dorsale Region des Septum transversum wachsen, wie wir zeigten, die beiden primitiven Leberschläuche vom Duodenum her ein und veranlassen durch Sprossung die Bildung der Lebercylinder. Durch das Einwachsen der Lebercylinder vom ventralen Mesenterium aus in das Septum transversum wird letzteres dicker und zerfällt in zwei Theile, einen dorsalen, die beiden wulstigen Leberlappen einschliessenden und einen ventralen, der als Brücke für die zum Herzen verlaufenden Venen dient und als primäres Zwerchfell bezeichnet wird. Aus der Pleuropericardialhöhle führen jetzt nur mehr zwei enge Canäle, rechts und links von dem durch sein dorsales

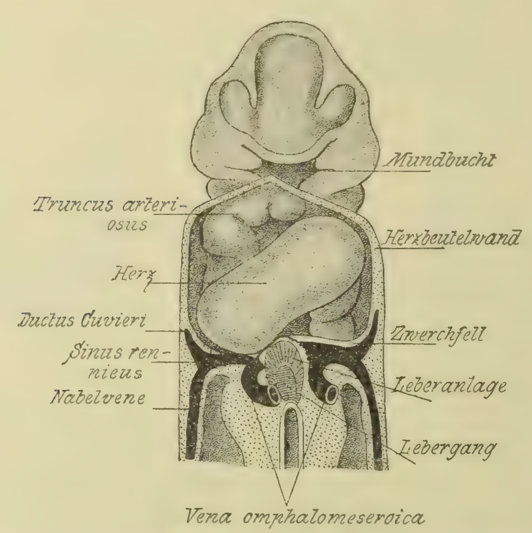


Fig. 136. Frontalconstructionsbild von einem Säugethier (menschlicher Embryo von 2,15 *mm* Nackenlänge). Zur Darstellung der Zwerchfellbildung. Nach His.

Gekröse an der Rumpfwand angehefteten Darmrohr in die Bauchhöhle. In diese Canäle wachsen die aus der ventralen Darmwand hervorsprossenden Lungenanlagen ein, und nun müssen erstere als Brust- oder Pleurahöhlen von dem ventral von ihnen gelegenen, das Herz umschliessenden Raum oder der Herzbeutelhöhle unterschieden werden.

Der Abschluss der Herzbeutelhöhle gegen die dorsal von ihr gelegenen Pleurahöhlen geht parallel einer Wanderung der Cuvier'schen Gänge. Aus der Vereinigung der Jugular- und Cardinalvenen entstanden und beiderseits an der lateralen Rumpfwand ventralwärts zum Septum transversum verlaufend, wölben sie das Brustfell als »Herzbeutelfalte« gegen die Herzbeutelhöhle vor. Diese Herzbeutelfalten werden nun durch die zusammenrückenden Ductus Cuvieri immer mehr nach innen vorgeschoben und damit die Verbindung zwischen der Herzbeutelhöhle

und den beiden Brusthöhlen stetig verengt. Schliesslich erreichen dann die freien Ränder der Falten das Mediastinum dorsale, welches die Speiseröhre enthält und verschmelzen mit ihm. Dadurch sind die Pleurahöhlen von der Herzbeutelhöhle völlig getrennt worden.

Nachdem die Lungenanlagen in die Pleurahöhlen eingewachsen sind und die kopfwärts gewendete Leberfläche erreicht haben, vollzieht sich erst die Trennung der Pleurahöhlen von der Bauchhöhle durch Falten, welche von der seitlichen und dorsalen Rumpfwand vorspringen und mit dem Septum transversum verschmelzend den dorsalen Zwerchfelltheil bilden. Der ventrale Theil desselben wird, wie wir sahen, durch das Septum transversum gebildet.

Mangelhafte Vereinigung des dorsalen und ventralen Theils der Zwerchfellanlage auf einer Seite führt zur Bildung einer angebornen Zwerchfellsspalte, durch welche Darmschlingen aus der Bauchhöhle in die Brusthöhle eindringen können (angeborene Zwerchfellshernie).

Die provisorische Wand der Pericardialhöhle wird dadurch in die definitive übergeführt, dass der Ectoblast sich faltenförmig in der Richtung der Pfeile (Fig. 128 *C*) zwischen den Mesoblast und Entoblast einschiebt, bis die Faltenscheitel in der Medianlinie aufeinandertreffen und verschmelzen. Dadurch wird der Entoblast der provisorischen Pericardialhöhlenwand abgehoben, und letztere erhält eine bleibende aus Mesoblast und Ectoblast bestehende Wand.

Mit dem weiteren Wachsthum der Lungen werden die anfänglich engen Pleurahöhlen immer geräumiger, und das Herz mit seinen Gefässstämmen wird mit der Zwerchfellanlage aus seiner ursprünglichen, ventral von der Halsregion gelegenen Bildungsstelle immer mehr caudal verschoben und seiner definitiven Lage näher gerückt. Dadurch, dass sich die Pleurahöhlen auch ventralwärts beträchtlich erweitern, spalten sie die Herzbeutelwand vom lateralen und sternalen Theile der Brustwand und ebenso von der Brustfläche des Zwerchfells ab. Diese Abtrennung des Herzbeutels vom Zwerchfell ist bei den Raubthieren und Schweinen, bei welchen die Herzbeutelbasis bekanntlich mit dem Zwerchfell verwachsen bleibt, eine unvollständige, bei dem Pferde und den Wiederkäuern dagegen eine vollständigere. Vom Sternum wird der Herzbeutel bei keinem Hausthiere gänzlich abgespalten, bleibt vielmehr mit dessen Herzfläche entweder durch straffes Bindegewebe oder durch ein elastisches Band (Fleischfresser) verbunden.

Die anfänglich mit der Leberfläche des Zwerchfells verbundene Leber trennt sich nachträglich bis auf den durch das Kranzband bewerkstelligten Zusammenhang beider ab.

Dadurch, dass in das bindegewebige primitive Zwerchfell von der Rumpfwand aus Muskelfasern einsprossen, wird dessen musculöser Theil gebildet, während der sehnige Theil, wie es scheint, als ein sich erhaltender Rest der primitiven bindegewebigen Anlage aufzufassen ist. Die mit dem Herabrücken des Herzens in die Brusthöhle sich gleichzeitig vollziehende Wanderung des Zwerchfells erklärt den eigenthümlichen

Verlauf des Zwerchfellsnerven, dessen Enden vom herabrückenden Zwerchfell mitgenommen werden.

3. Die Entwicklung der grossen Schlagaderstämme geht vorwiegend vom truncus arteriosus aus, an welchem sich hinter den beiden uns schon bekannten, in die beiden primitiven Aorten führenden Arterienbogen noch fünf weitere ausbilden, sodass also im Ganzen sechs arterielle Bogen angelegt werden. Niemals aber bestehen diese sechs primitiven Arterienbogen in voller Zahl gleichzeitig nebeneinander, denn während die caudalwärts gelegenen entstehen, bilden sich schon die cranialwärts angelegten wieder zurück. Da auch der fünfte in der

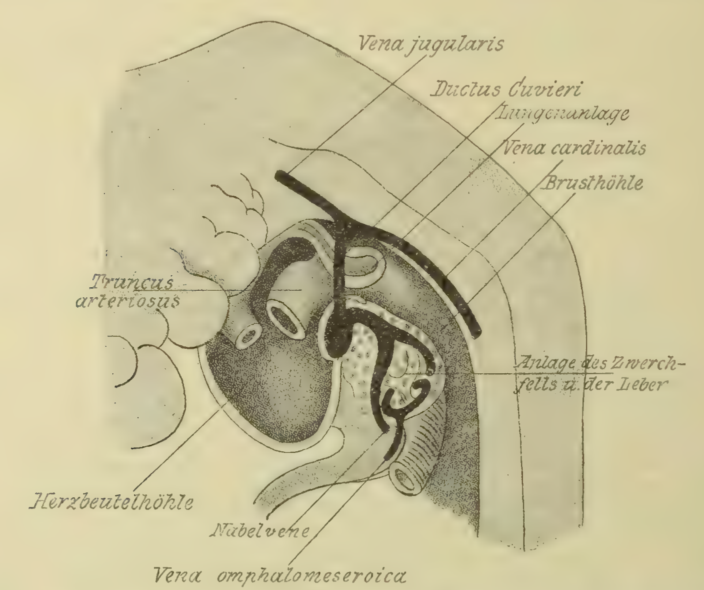


Fig. 137. Sagittalconstruction eines Säugethiers (menschlicher Embryo von 5 *mm* Nackenlänge) zur Darstellung der Zwerchfellbildung. Nach His.

Reihe sehr früh der Rückbildung unterliegt, so entspricht der spätere fünfte eigentlich dem sechsten primitiven Bogen (Fig. 138).

Aus dem bulbus arteriosus entspringend umfassen die Arterienbogen, zum Theil in den Visceralbogen — deren äusserlich sichtbare Zahl bei allen Säugethieren geringer als die der Arterienbogen ist — verlaufend, die Kopfdarmhöhle und vereinigen sich dorsal von dieser zu den beiden primitiven Aorten. Diese rücken sich sehr bald näher und verschmelzen schon früh (siehe Figg. 45 und 101) zu der unpaaren, ventral von der Chorda verlaufenden Aorta.

Das im Bereiche des Kopfes gelegene Gefässgebiet besteht dann (Fig. 138):

1. aus dem Truncus oder Bulbus arteriosus; dieser theilt sich
2. in zwei ventrale Längsstämme, aus denen
3. die sechs primitiven Arterienbogen entspringen, und

4. je zwei dorsalen Längsstämmen, den Aortenwurzeln, welche das Blut aus den Arterienbogen sammeln und in die ventral von der Chorda dorsalis gelegene
5. Aorta leiten.

Zu benachbarten Organen gehen als wichtige Stämme einmal die aus dem Anfange des ersten Bogens entspringende Carotis externa zum Ober- und Unterkiefer, sowie zum Gesicht und Halse, dann die ebenfalls aus dem ersten Bogen, aber an dessen Mündung in das dorsale Längsgefäss abgehende Carotis interna, welche Gehirn und Augapfel (Art. Ophthalmica) versorgt. Ein von der dorsalen Strecke des vierten Bogens entspringender Ast endlich theilt sich in die zum Gehirn und Rückenmark ziehende Vertebralis und die Subclavia für die Brustgliedmassen. Das sechste Bogenpaar entsendet kleine Zweige zu den in Bildung begriffenen Lungen.

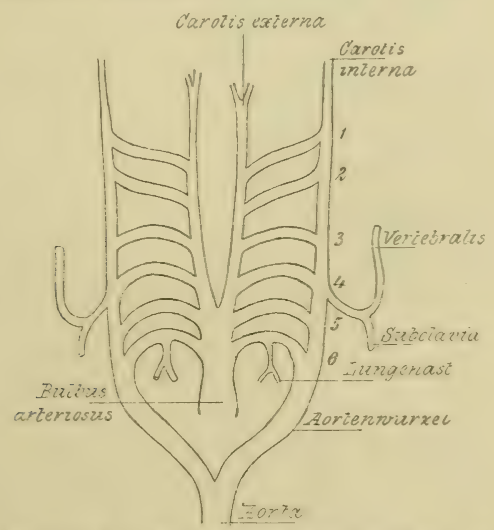


Fig. 138. Schema der Arterienbögen in Dorsalansicht. Nach Boas.

Bei den Wasser athmenden Anamnien verlaufen die Arterienbogen in den Kiemenbogen und lösen sich in das respiratorische Capillarnetz der an denselben sich bildenden Kiemenblättchen auf, aus denen dann das arteriell gewordene Blut in die Aorta fliesst. Bei den Amnioten kommt es zwar noch zur Anlage einer freilich schon beschränkten Zahl von Kiemenbogen, niemals aber zur Entwicklung von Kiemen, und die früh eintretende Rückbildung der Kiemenbogen veranlasst auch Rückbildungen und Umwandlungen der primitiven Arterienbogen, während gleichzeitig deren anfänglich streng symmetrische Anordnung verwischt wird.

Der erste und zweite primitive Arterienbogen schwindet nämlich beiderseits bis auf den zugehörigen, das Blut in die Carotis externa leitenden ventralen Längsstamm (Fig. 139).

Der dritte Bogen bleibt zwar erhalten, verliert jedoch seinen dorsalen Zusammenhang mit dem Dorsalende des vierten, muss demnach sein Blut in die Carotis interna leiten und wird zu deren Anfangsstück, welches sie mit der Carotis externa verbindet (Fig. 139).

Der vierte Bogen erfährt eine assymetrische Ausbildung. Er verliert rechts — der fünfte primitive Arterienbogen ist inzwischen beiderseits vollständig verschwunden — seinen Zusammenhang mit dem Dorsalende des sechsten Bogens und wird zur rechten Schlüsselbeinarterie oder Subclavia. Auf der linken Seite dagegen behält der vierte Bogen einen Zusammenhang mit dem sechsten, beide erweitern sich beträchtlich und bilden zusammen den Arcus Aortae, von welchem nun die linke Schlüsselbeinarterie als Seitenzweig erscheint (Fig. 139). Das kurze, zwischen dem Aortenbogen und der Ursprungsstelle der rechten Carotis communis gelegene Stück des vierten rechten Arterienbogens heisst Truncus anonymus primitivus (Figg. 139 u. 140).

Inzwischen hat sich auch der Bulbus arteriosus in der auf S. 158 beschriebenen Weise der Länge nach geschieden und der ganze Arcus aortae ist dadurch der linken Herzkammer zugetheilt worden und wird von dieser gespeist (siehe Fig. 133 *A* u. *B*).

Vom sechsten Bogen erhalten sich die oben erwähnten beiderseitigen zur Lunge gehenden Gefässe und bilden mit dem zum bulbus arteriosus gehenden ventralen Bogenstück die Lungenarterie oder Pulmonalis, deren Stamm nach der Längsspaltung des Bulbus arteriosus vom rechten Ventrikel sein Blut erhält (Fig. 133). Das rechts gelegene dorsale Stück des sechsten Bogens bildet sich sammt dem rechten Aortenstamm zurück, das links gelegene dagegen erhält sich und verbindet als Ductus Botalli den Stamm der Lungenarterie mit dem absteigenden Schenkel des Aortenbogens (Fig. 140). Der Stamm der Lungenarterie, welcher aus dem vom bulbus arteriosus abgespaltenen Stücke einerseits und aus je einem kurzen ventralen Stück des sechsten Arterienbogens andererseits hervorging, leitet jedoch, da die Lungen im Embryo noch nicht functioniren, nur eine ganz geringe Blutmenge zur Lunge, während der grösste Theil des aus der rechten Herzkammer in ihn strömenden Blutes durch den Ductus Botalli direct in den Aortenbogen fliesst.

Die durch die Scheidung des anfänglich einheitlichen Herzens eingeleitete Trennung hat somit auch auf die Blutgefässe übergegriffen und damit zur Scheidung des ebenfalls ursprünglich einfachen Kreislaufs in den grossen oder Körperkreislauf und den kleinen oder Lungenkreislauf geführt, welch letzterer jedoch (siehe unter: »Embryonaler Kreislauf«) erst nach der Geburt seine volle Function übernimmt.

Die links gelegenen, zum Aortenbogen umgestalteten Gefässbogenreste übertreffen sehr bald jene der rechten Seite an Grösse, und diese erscheinen dann nur als Seitenäste des Aortenbogens, mit welchem sie nur durch den gemeinsamen in die rechte Carotis communis und Subclavia zerfallenden Stamm, den primitiven truncus anonymus zusammen-

hängen. Die linke Carotis communis und Subclavia erscheinen als directe Zweige des Aortenbogens (Fig. 139 u. 140).

Diese primitiven Verhältnisse erfahren bei allen Haussäugethieren

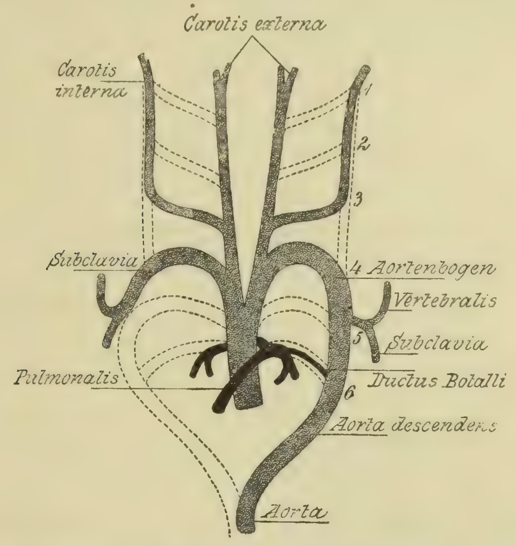


Fig. 139. Schema der Umbildung der Arterienbögen in Ventralansicht.

noch mehr oder minder bedeutende Abänderungen. Dadurch, dass das Herz immer weiter nach rückwärts rückt, werden die beiden Carotiden

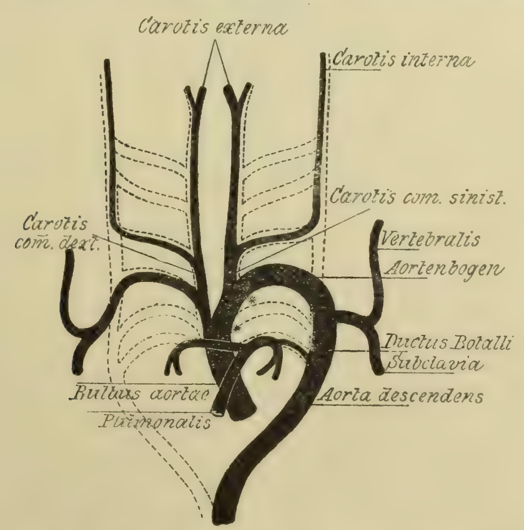


Fig. 140. Schema der weiteren Umbildung der Arterienbögen. Nach Boas. Ventralansicht.

bedeutend länger; der zwischen der Ursprungsstelle der linken Carotis communis und des Truncus anonymus primitivus gelegene Theil des Aortenbogens (Fig. 140 bei *—*) verkürzt sich und schwindet schliess-

lich. Dann fällt der Ursprung der linken Carotis communis und des Truncus anonymus primitivus natürlich zusammen. Indem sich nun der Hals noch mehr verlängert, bildet sich ein neuer gemeinschaftlicher Stamm aus, welcher den primitiven Truncus anonymus, auf den nun die linke Carotis communis hinaufgerückt ist, solange derselbe überhaupt besteht, mit dem Aortenbogen verbindet. Dann verkürzt

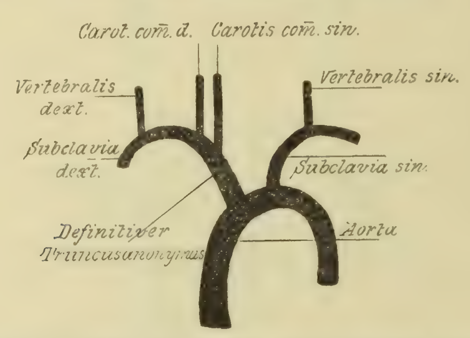


Fig. 141. Definitiver Zustand der grossen Arterienstämme beim Fleischfresser. Nach Rathke. Ventralansicht.

sich der primitive Truncus anonymus, bis beide Carotiden dicht neben einander liegen, während der hinter ihm in den Aortenbogen führende Stamm zum definitiven Truncus anonymus wird. So bleiben dann die Verhältnisse bei den Fleischfressern zeitlebens (Fig. 141).

Beim Schweine wird der definitive Truncus anonymus noch länger und trägt die mit ihren Ursprungsstellen verschmolzenen Ca-

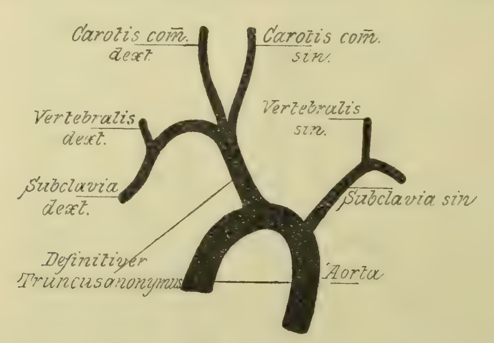


Fig. 142. Definitiver Zustand der grossen Arterienstämme beim Schweine. Nach Rathke. Ventralansicht.

rotiden, sowie die rechte Subclavia. Diese definitiven Verhältnisse sind schon bei Embryonen von ca. $2^1/_2$ *cm* Länge ausgebildet. Bei den langhalsigen Wiederkäuern und den Equiden (Fig. 143) rückt die linke Subclavia schon sehr früh nach der linken Carotis communis hin und verschmilzt mit ihr, noch ehe die linke Carotis communis und der primitive Truncus anonymus mit einander verschmelzen. Die beiden Carotiden vereinigen sich zu einem bei den Wiederkäuern

kurzen, beim Pferde längeren Carotidenstamm. Schliesslich wächst dann aus dem Aortenbogen, nachdem die drei zu einer bestimmten Zeit von ihm ausgehenden Gefässstämme dicht zusammengerückt und theilweise mit ihren Ursprüngen mit einander verschmolzen sind, ein bedeutender gemeinschaftlicher Stamm hervor, die »vordere Aorta« (Fig. 143).

Die gewöhnlichen Abweichungen in der Anordnung der grossen Gefässe von dem gegebenen Schema beruhen auf Hemmungsbildungen. So z. B. das ausnahmsweise Fehlen der vorderen Aorta bei Wiederkäuern, in welchem Falle dann die beiden Carotiden getrennt entspringen; oder das Getrenntbleiben der Carotiden beim Schweine.

Durch die Wanderung des Herzens nach rückwärts wird der rechts die Subclavia, links den Aortenbogen schlingenförmig umgreifende untere Kehlkopfnerv bis in die Brusthöhle in caudaler Richtung von den Gefässen mitgenommen und hierdurch sein auffallender Verlauf verständlich.

Als Seitenäste der Aorta treten sehr früh die beiden unpaaren

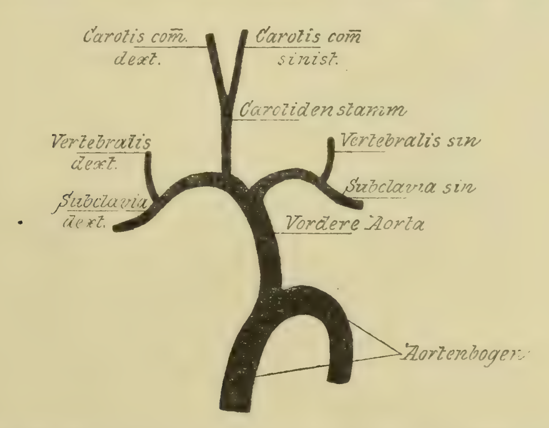


Fig. 143. Definitiver Zustand der grossen Arterienstämme beim Wiederkäuer und Pferde. Ventralansicht.

Art. mesaraicae (eine anterior und eine posterior) und die aus den Enden der primitiven Aorten hervorgehenden, durch den Leibesnabel zur Allantois verlaufenden Nabelarterien auf. Während ihres Verlaufes durch das Becken geben die Nabelarterien die anfangs recht unscheinbaren Iliacae externae zu den Anlagen der Beckengliedmassen ab, mit deren weiterer Ausbildung auch diese Gefässe sich weiter entwickeln und ebenso ihre Fortsetzungen die Art. femorales. Die nach Abgabe der Nabelarterien nur als schwaches Gefässchen vorhandene Aorta reicht bis zum Caudalende der Wirbelsäure und wird dann Schweifaorta genannt.

Die anfänglich zahlreichen Nabelblasenarterien entspringen nach Verschmelzung der primitiven Aorten natürlich aus der einfachen definitiven Aorta, bilden sich aber später bis auf zwei zurück, deren rechte endlich allein übrig bleibt und das Blut auf die Nabelblase leitet. Die als anfänglich ganz kleines Aestchen von dieser entspringende Art.

meseraica wird weiter wachsend zur Hauptarterie und bildet sich in die Art. meseraica anterior um.

4. Die erste Anlage des Venensystems ist eine bilateral symmetrische und wird erst durch ungleiche Entwicklung auf beiden Seiten und das Auftreten neuer assymmetrischer Bahnen in den späteren Zustand umgebildet.

Die ersten grösseren Venen entstehen auf der Nabelblase und leiten als Omphalomesenterialvenen das Blut aus deren Gefässnetz zum venösen Herzende (Fig. 129 u. 137).

Die fortschreitende Abgliederung der Nabelblase vom amniogenen Chorion, welcher (mit Ausnahme der Fleischfresser und des Pferdes) eine rasche Rückbildung der Nabelblase folgt, führt auch bald zu einer relativen Reduction der Nabelblasenvenen, welche nun als zwei durch Anastomosen verbundene Stämmchen in cranialer Richtung den Darm entlang ziehen.

Auf der parallel der Rückbildung der Nabelblase weiter wachsenden Allantois erscheinen entsprechend den beiden Nabelarterien zwei Nabelvenen, welche in den Rändern der noch klaffenden Leibeswand als starke Stämme ebenfalls zum venösen Herzende verlaufen (siehe Fig. 45) und sich mit den Omphalomesenterialvenen zum Sinus venosus verbinden (Fig. 130).

Im Embryo selbst sammelt die inzwischen beiderseits entstandene und dorsal von den Visceralbogen herzwärts verlaufende primitive Jugularvene das Blut aus der Kopfregion, verlängert sich mit zunehmender Ausbildung des Halses und nimmt in der Herzgegend jederseits eine das Blut aus der dorsalen Rumpfwand und Urniere sammelnde Cardinalvene (Fig. 45 u. 137) auf.

Der aus der Verbindung der Cardinal- und Iugularvene beiderseits entstandene, ebenfalls in den Sinus venosus mündende Stamm heisst Ductus Cuvieri (Fig. 137); er wird später in die rechte und linke vordere Hohlvene umgewandelt.

Die hintere Hohlvene entsteht aus einem rechts von der Aorta und zwischen den beiden Urnieren auftretenden, anfangs sehr schwachen Gefässchen, welches sich schweifwärts mit den Cardinalvenen durch seitliche Anastomosen verbindet, herzwärts dagegen sich ebenfalls in den Venensinus ergiesst. Später wird der anfänglich im Septum transversum gelegene Venensinus (siehe Fig. 130*A* und *B*) in die Vorhofswand einbezogen; dann münden die sämmtlichen in ihn führenden Venen direct in den Vorhof.

Durch die der Rückbildung der Nabelblase entsprechende Rückbildung der Nabelblasengefässe erhalten sich von den Omphalomesenterialvenen nur die das Blut aus dem Darme ableitenden Stämme, welche von der inzwischen im Septum transversum in Entwicklung begriffenen Leber in Gestalt der Lebergänge umfasst werden (siehe Fig. 137). Die Omphalomesenterialvenen hängen an dieser Stelle durch eine Anastomose zusammen und senden Blutgefässe, die Venae

hepaticae adventes, welche sich zwischen den Lebercylindern verästeln, in die Leber hinein. Aus dem durch sie gebildeten Capillarnetz leiten am dorsalen Leberrande die Venae hepaticae revehentes das Blut in das in den Herzvorhof mündende Ende der Nabelblasenvenen zurück. Das zwischen den Abgangsstellen der Venae advehentes

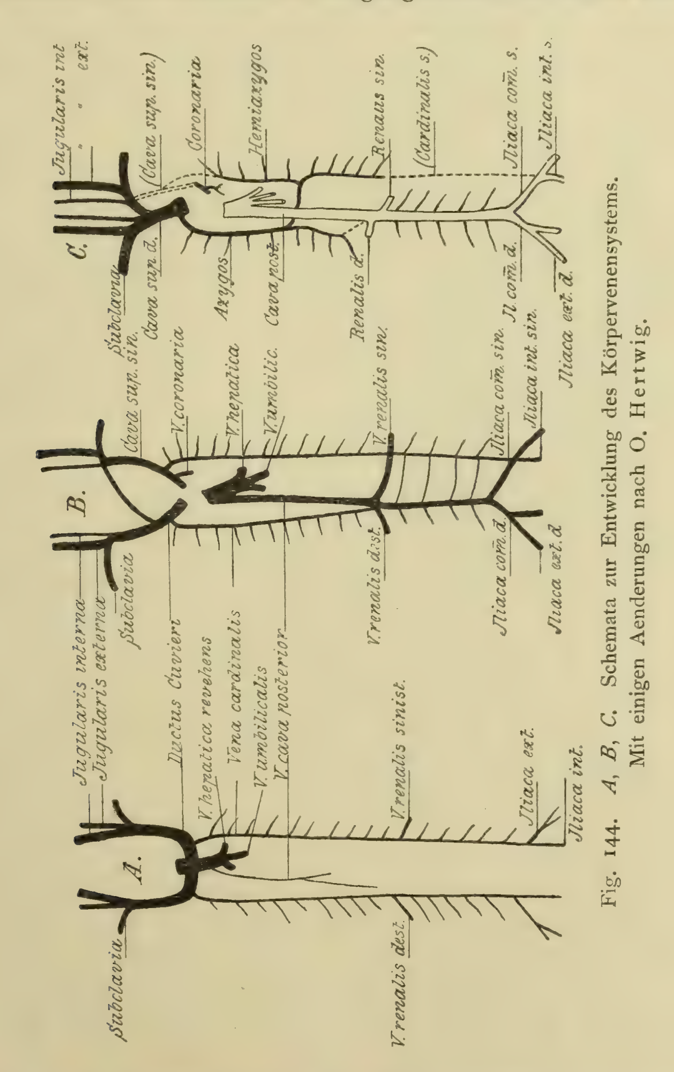


Fig. 144. *A, B, C.* Schemata zur Entwicklung des Körpervenensystems. Mit einigen Aenderungen nach O. Hertwig.

und revehentes gelegene Stück der Omphalomesenterialvenen verödet allmählich, da alles Blut der Nabelblasenvenen für den Leberkreislauf verwendet wird. So lange die Leber klein ist, genügt diese Art ihrer Blutversorgung. Wenn aber die Nabelblase schwindet, bedarf die bedeutend heranwachsende Leber neuer Blutzufuhr, welche nun seitens der Nabelvenen übernommen wird. Die beiden Nabelvenen verlaufen

anfänglich, vom Nabelstrang durch den Leibesnabel eintretend, median an der Innenfläche der Bauchwand, nehmen aus derselben Zweige auf und treten dorsal von der Leberanlage in den Venensinus. Später liegt aber das Endstück der nun einfachen Nabelvene auf der Magenfläche der Leber. Dieses auffallende Verhältniss erklärt sich folgendermassen: Die rechte Nabelvene verkümmert und wird zu einer unbedeutenden Vene der Bauchwand. Die linke dagegen geht im Septum transversum Verbindungen mit benachbarten Venen ein, deren eine an der Magenfläche der Leber einen Theil des Nabelvenenblutes durch die Venae advehentes in die Leber leitet und sich so am Leberkreislauf betheiligt. Diese Anastomose wird bald zu einer Hauptbahn, durch w lche das mit dem Blute der Nabelblasenvene gemischte Nabelvenenblut aus der Allantois durch die Leber und durch das Endstück der Nabelblasenvene in den Vorhof fliesst, während sich das Vorhofsstück der Nabelvene zurückbildet. Während einer bestimmten Periode muss demnach die gesammte Blutmasse der Allantois auf dem Weg zum Herzen die Leber passiren; nur bei gewissen Thieren kann sich noch nebenher eine directe Abflussbahn zur hinteren Hohlvene in Form des Ductus Arantii ausbilden, welche bei Wiederkäuern und Fleischfressern aus einer Anastomose zwischen der Nabelvene und dem Herzende der Vena cava posterior an der Magenfläche der Leber hervorgeht (siehe unter: »Embryonaler Kreislauf«).

Die Pfortader verdankt ihre Entstehung den beiden Omphalomesenterialvenen, welche an der Strecke, wo sie zur Leber treten, sich durch Anastomosen verbinden und durch einseitige Ausbildung gewisser Anastomosen und Rückbildung anderer einen einheitlichen Stamm bilden, der zuerst links ums Duodenum nach hinten zieht und dann auf dessen rechter Seite wieder hervorkommt. Die Pfortader sammelt also theils das Blut der Nabelblase, theils in Gestalt der Vena meseraica das des Darmes und seiner Anhangsdrüsen. Letztere nach Rückbildung der Nabelblase immer ergiebiger werdende Blutbahn functionirt, nachdem durch die Geburt die Blutzufuhr durch die Nabelvene zur Leber unterbrochen worden ist, zeitlebens.

Die Cardinalvenen (Fig. 145 *A* u. *B*) sind die Sammelgefässe für die hintere Körperhälfte; sie sammeln das Blut aus den Urnieren und der dorsalen Rumpfwand, und nehmen aus der Beckenhöhle die Venae hypogastricae, von den Beckengliedmassen die Venae iliacae externae resp. Femorales auf, bis die Vena cava posterior an ihrer Stelle ihre ausgedehnte Function übernimmt.

Die Vena cava posterior entsteht aus zwei ihrem Ursprunge nach verschiedenen Strecken (siehe Fig. 145 *B*). Die kürzere vordere Strecke tritt rechts von der Aorta, wie wir sahen, zwischen beiden Urnieren auf; die hintere geht aus der Umbildung des hinteren Theils der rechten Cardinalvene hervor. Der selbstständig entwickelte vordere Theil der hinteren Hohlvene anastomosirt bald nach seinem Auftreten in der Gegend der Nierenvene durch Queräste mit beiden Cardinal-

venen, nimmt beträchtlich an Weite zu und wird Hauptbahn. Von den hinteren Abschnitten der beiden Cardinalvenen bildet sich der linke zurück, der rechte bleibt allein bestehen. Der Grund dieser Rückbildung liegt in einer im Becken auftretenden Anastomose, die das Blut aus der linken Hypogastrica, der linken Iliaca externa und der linken

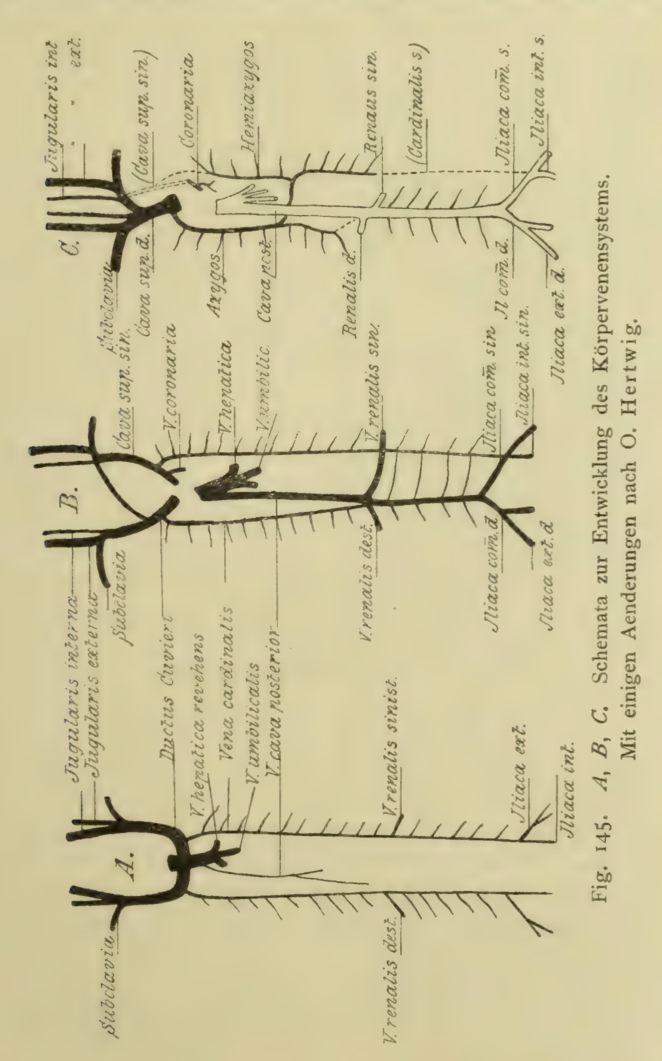


Fig. 145. *A, B, C.* Schemata zur Entwicklung des Körpervenensystems. Mit einigen Aenderungen nach O. Hertwig.

Femoralis auf die rechte Seite hinüberbringt, und die so zur Vena iliaca communis sinistra wird. Durch ihre Ausbildung wird das zwischen der linken Nierenvene und dem Becken gelegene Stück der linken Cardinalvene functionslos und verschwindet mit Rückbildung der Urniere (Fig. 145 *C*).

Die rechte Cardinalvene ist dagegen zur Fortsetzung der hinteren

Hohlvene geworden und liefert den zwischen der rechten Nierenvene und der rechten Iliaca communis gelegenen Theil derselben.

Die vor den beiden Nierenvenen gelegenen Strecken beider Cardinalvenen nehmen die Intercostalvenen auf und bleiben als Vena azygos und hemiazygos bestehen, welche durch eine weiter ausgebildete anfänglich unbedeutende Anastomose in der Weise verbunden sind, dass die hemiazygos ihr Blut quer über die Wirbelsäule in die rechts gelegene azygos ergiesst (Fig. 145*C*), ein Verhältniss, das sich beim Wiederkäuer in mindestens einem Drittel der Fälle umkehrt.

Die beiden primitiven Jugularvenen sammeln das Blut nicht nur aus dem Kopfe, sondern auch durch einen in der Schläfengegend durch den »Schläfengang« oder Canalis temporalis verlaufenden Ast aus dem Gehirne. Dieser Ast wird, mit häufiger Ausnahme des Pferdes, zu der bei allen unseren Haussäugern stärker entwickelten Jugularis externa. Die tiefer verlaufende, am foramen jugulare beginnende Jugularis interna bleibt schwächer. Das gemeinschaftliche Ende beider Jugularvenen nimmt die venöse Abflussbahn der inzwischen heranwachsenden Brustgliedmassen, die rechte und linke Vena subclavia auf.

In die Jugularvenen münden aber auch noch die Venen des Halses. Mit dem Wachsthum der dem Jugularvenengebiete zugehörigen Körperregionen übertreffen erstere bald die sich mit ihnen vereinigenden Cardinalvenen und heissen dann von der Einmündungsstelle der Vena subclavia an bis zu ihrem Eintritt in den rechten Vorhof vordere Hohlvenen. Jede der beiden vorderen Hohlvenen entsteht also aus einem Stück der primitiven Vena jugularis und dem Ductus Cuvieri (Fig. 145*C*).

Die rechte vordere Hohlvene zieht gerade zum rechten Vorhof, die linke schwächere läuft um die dorsale Wand des linken Vorhofs in der Querfurche des Herzens zum rechten Vorhofe und nimmt während dieses Verlaufs die Herzvenen auf. Zwischen beiden Hohlvenen entsteht ein Venengeflecht, in welchem sich ein beide Hohlvenen miteinander verbindender Querast besonders entwickelt. Durch ihn fliesst dann das Blut der linken vorderen Hohlvene mehr und mehr der rechten zu, und die zum Herzen verlaufende Strecke der linken vorderen Hohlvene nimmt in gleichem Maasse ab, als dieses Verbindungsgefäss sich ausbildet. Nur der im Sulcus coronarius verlaufende Theil der linken Cava anterior, in welchen die Herzvenen münden, bleibt als Sinus coronarius bestehen. Schliesslich führt die rechte vordere Hohlvene als einziger Sammelstamm das Blut aus dem Kopfe, Halse und den Brustgliedmassen in die rechte Herzvorkammer zurück.

5. Brutstätten der zelligen Elemente des Blutes und der Lymphe. Lymphknoten.

Die im Blute und der Lymphe circulirenden Zellen (rothe Blutzellen, weisse Blutzellen, Lymphzellen, Leucocyten) gehen massenhaft zu Grunde. Für ihren Ersatz ist in ausgiebiger Weise gesorgt. Als

Ort der Bildung rother Blutzellen wird beim Embryo — abgesehen vom Gefässendothel — die Leber, die Milz, nach einigen auch die Placenta, nach der Geburt jedoch ausschliesslich das rothe Knochenmark angesehen. Die rothen Blutzellen sollen in letzterem aus »Hämatoblasten«, kernhaltigen Zellen, welche durch indirecte Theilung die rothen Blutzellen liefern, entstehen, und sehr bald durch Kernverlust zu den bekannten biconcaven Scheiben werden.

Die Leucocyten (Lymphzellen, weisse Blutzellen, Wanderzellen etc.) entstehen, wie es scheint, insgesammt da, wo reticuläres Bindegewebe vorkommt, und zwar entweder in diffuser Weise durch Theilung der fixen Zellen dieses Gewebes (z. B. Uterinschleimhaut, Schleimhaut des Verdauungscanals) oder an umschriebenen knötchenförmigen Brutstätten aus dem »Keimcentrum«, d. h. fixen im Inneren des bindegewebigen Knötchens gelegenen und in reger Theilung begriffenen Bindegewebszellen. Solche Knötchen treten entweder vereinzelt, solitäre Lymphknötchen, oder in Gruppen, agminirte Lymphknötchen (oder Peyer'sche Haufen) auf oder es können endlich ganze Complexe derselben zu grösseren oder kleineren Knoten in einer gemeinschaftlichen Kapsel eingeschlossen werden, zusammengesetzte Lymphknoten (fälschlich Lymph-»Drüsen«).

Sämmtliche Productionsstätten für Leucocyten, vielleicht nur mit Ausnahme gewisser solitärer Lymphknötchen, sind in den Verlauf von Lymphgefässen eingeschaltet und mischen die von ihnen producirten Leucocyten grösstentheils dem Lymphstrome bei.

Die Lymphgefässe entwickeln sich aus Spalträumen im Mesenchym, welche entweder nur eine Endothelwand (Lymphcapillaren) oder noch eine schwache Muscularis und bindegewebige Adventitia erhalten (gröbere Lymphstämme).

Die zusammengesetzten Lymphknoten gehen aus einem kernreichen, die Wandung von Lymphräumen bildenden Mesenchym hervor, durch dessen Wucherung die Lichtung der Lymphräume unregelmässig und bald von Trabekeln durchzogen wird. Der den Rest der Lymphräume enthaltende Theil der Lymphknotenanlage wird zur Pforte oder zum Hilus; die verdickte Wand bildet das Material für die in derselben entstehenden einzelnen Lymphknötchen und die bindegewebige, das gesammte Organ umschliessende, Kapsel. Sehr bald beginnt im Centrum der einzelnen Knötchen die Leucocytenproduction, während gleichzeitig das ganze Organ erheblich wächst.

Die Milz entsteht aus einer Epithelverdickung am Mesogastrium, die anfangs ohne scharfe Grenze in das Epithel der Serosa des Magens übergeht (siehe Figg. 105 und 107). Diese Epithelverdickung schichtet sich, Blutgefässe wachsen in sie herein, und die ganze Organanlage schnürt sich mehr und mehr ab, bleibt aber mit dem Mesogastrium oder später dem grossen Netze in Zusammenhang. Ihr Gewebe differenzirt sich in ein bindegewebiges, von musculösen Trabekeln durchzogenes, gefässreiches Gerüstwerk, in dessen Maschen dann die Milz-

pulpa liegt. An gewissen Stellen fallen rundliche Kernanhäufungen, die ersten Anlagen von solitären Lymphknötchen (Malpighischen Körperchen) auf, und beim Rindsembryo von 10 *cm* Länge finden sich schon alle in der fertigen Milz vorhandenen Elemente vor.

XIII. Kapitel: Entwicklung des Skeletsystems.

Am Skelet der Wirbelthiere unterscheidet man:

1. das Achsen- oder Rumpfskelet und
2. das Skelet der Gliedmassen.

1. Entwicklung des Rumpfskelets.

Als Vorläufer eines Achsenskelets tritt die Chorda dorsalis auf. Mit dem anfänglich unsegmentirten, später segmentirten, axialen Mesenchym bildet sie die Grundlage für das häutige, knorpelige und

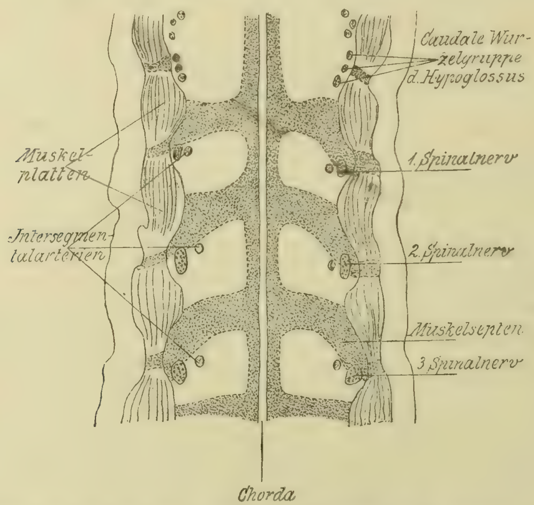


Fig. 146. Frontalprojection aus der Schnittserie durch einen Rindsembryo von 8,8 *mm* Länge, also etwa der Figur 65 vom Schafe entsprechend. Vergrösserung ca. $^{30}/_{1}$. Nach Froriep.

knöcherne Rumpfskelet, Entwicklungszustände, welche man auch als primäres, secundäres und tertiäres Skelet bezeichnen könnte.

Bei den Vorläufern der Wirbelthiere, den Chordoniern, functionirt die Chorda Zeitlebens bestehend als einziges und wesentliches Stützorgan des Rumpfes, tritt aber bei den höheren Wirbelthieren im Vergleich zu den Fischen schon in wesentlich reducirtem Caliber auf und bildet sich mit Ausnahme bestimmter Regionen völlig zurück. Die zwischen den primitiven Aorten und dem Medullarrohr gelegene und von den Ursegmenten flankirte Chorda (Figg. 49 u. 53) scheidet eine structurlose helle Scheide, die Chordascheide, aus und wird sehr bald nach der »Auflösung« der Ursegmente in die Cutisplatte, Muskelplatte und das axiale Mesenchym von letzterem umwachsen. Dasselbe bildet nun eine continuir-

liche Hülle um die Chorda, umwächst dorsalwärts auch das Medullarrohr und liefert das Material für die spätere Wirbelsäule und den Schädel.

Nur die bindegewebigen Ligamenta intermuscularia zwischen den

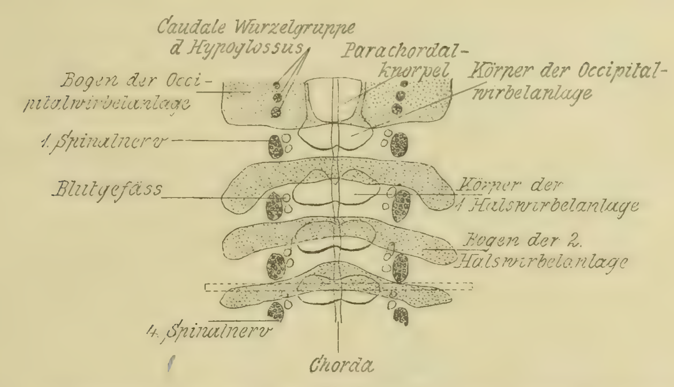


Fig. 147. Frontalprojection aus der Schnittserie durch einen Rindsembryo von 12,0 *mm* Länge. Vergrösserung ca. $^{15}/_{1}$. Nach Froriep.
Knorpeltheile weiss, Bindegewebe punctirt. Spinalnerven und Gefässe im Frontalschnitt.

Muskelplatten (Fig. 146), die Wurzeln der Spinalnerven und die Intersegmentalarterien deuten jetzt noch auf die ursprügliche, schärfer ausgeprägte Segmentirung hin. Durch die aus dichterem Bindegewebe be-

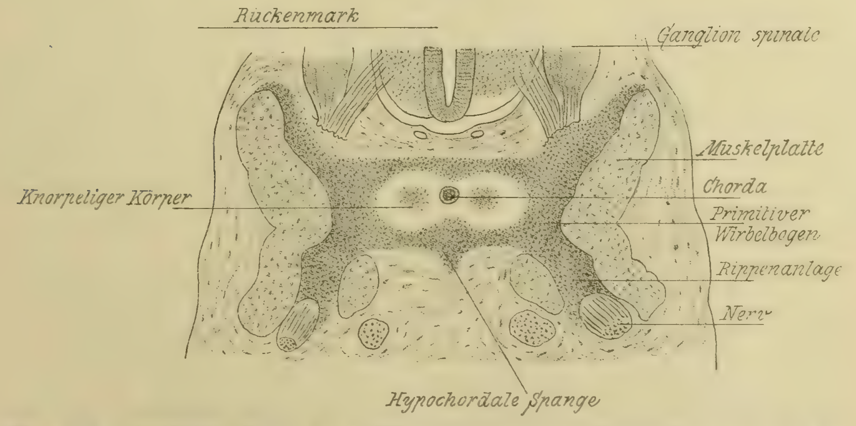


Fig. 148. Querschnitt durch die 3. Halswirbelanlage eines Rindsembryo von 12,0 *mm*. Vergrösserung $^{25}/_{1}$. Nach Froriep.

stehenden Muskelsepten ist das gesammte axiale Skelet mit den Muskelplatten in Verbindung gebracht (Rindsembryonen von 8—10 *mm*).

Aus den Muskelsepten entstehen die bindegewebigen primitiven Wirbelbogen, welche anfänglich die Chorda völlig umhüllen, sodass

an jedem primitiven Wirbelbogen ein dorsales (der spätere Neuralbogen) und ein an der ventralen Chordafläche gelegenes Bogenstück, die hypochordale Spange, unterschieden werden kann. Ein drittes seitliches viscerales Bogenstück ist die primitive Rippenanlage (Fig. 148).

Die primitiven Wirbelbogen bilden um diese Zeit ausschliesslich ein Stützorgan für die Muskelplatten, aber noch kein Schutzorgan für das Medullarrohr. Auch besitzt die primitive oder häutige Wirbelsäule noch keine Wirbelkörper.

Die Bogenanlage ist somit die erste vom späteren Wirbel auftretende Bildung, und der Wirbelkörper tritt secundär und selbstständig neben den Bogen auf.

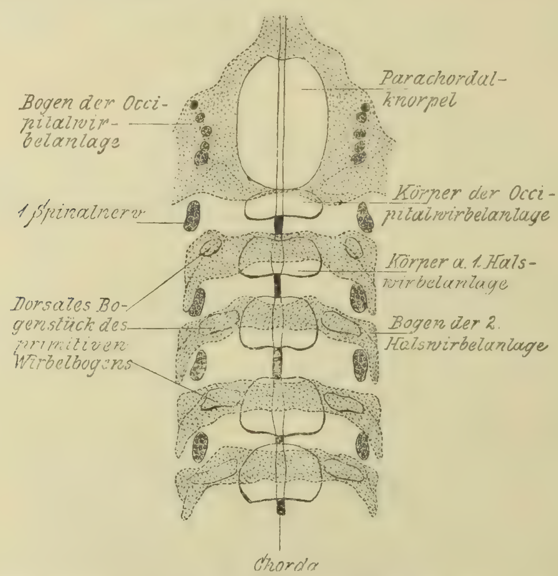


Fig. 149. Frontalprojection aus der Schnittserie durch einen Rindsembryo von 17,0 *mm*. Dorsalansicht. Vergrösserung ca. $^{15}/_{1}$. Nach Froriep. Bindegewebe punctirt, Knorpel weiss.

Aus dem perichordalen Theile des primitiven Wirbelbogens wird ligamentum intervertebrale, aus seinem lateralen Theil dagegen der definitive Bogen. Die Wirbelkörper bilden sich in dem zwischen je zwei primitiven Wirbelbogen gelegenen und theilweise von ihnen umfassten Gebiete durch Auftreten von paarigen, zu beiden Seiten der Chorda gelegenen Knorpelheerden (siehe Fig. 148).

Die Gestalt des fertig angelegten knorpeligen Wirbelkörpers ist nicht einfach cylindrisch, sondern kopfwärts, soweit er mit der hypochordalen Spange und den Bogenhälften in Berührung steht, zapfenartig verjüngt. Der primitive Wirbelbogen umfasst den zapfenartigen Theil des Körpers in ähnlicher Weise, wie am fertigen Skelet der Atlas den Zahn des Epistropheus.

Die Verknorpelung des Bogens vollzieht sich an Ort und Stelle unabhängig vom Wirbelkörper, während die primitive Rippenanlage noch bindegewebig bleibt. Die Ausbildung des definitiven Zustandes (Rindsembryonen von 20—22 *cm*) markirt sich durch Rückbildungserscheinungen an der Chorda, die zuerst im Gebiete der späteren ligamenta intervertebralia Einschnürungen zeigt, mit denen in regelmässiger Folge Anschwellungen in der Mitte der Wirbelkörper abwechseln (siehe Fig. 149). Bei der später auftretenden Verknöcherung des Wirbelkörpers wird dagegen die in der Mitte des Wirbelkörpers gelegene Chordamasse sammt Scheide zum Verschwinden gebracht, während sie zwischen je zwei Wirbelkörpern wuchert und als Gallertkern der Intervertebralscheiben zeitlebens bestehen bleibt.

Die inzwischen verknorpelten Wirbelbogen verschmelzen mit dem Wirbelkörper und bilden die Seitentheile des nunmehr einheitlichen, aber dorsal noch offenen Knorpelwirbels. Die hypochordale Spange bildet sich zurück und verschwindet spurlos. Die nicht verknorpelten Theile der Wirbelsäulenanlage werden zu Bändern der Wirbelsäule.

Der junge Knorpelwirbel ist anfangs nur im Bereiche des Körpers durch die an seinem Kopfende sich bildende Zwischenwirbelscheibe fester mit dem cranial vor ihm gebildeten Nachbarwirbel verbunden. An den Stellen, wo die primitive Rippenanlage sich zu einer gelenkig mit der Wirbelsäule verbundenen Rippe umbildet (Thorax), wird der Rand dieser Bandscheibe zum ligamentum interarticulare des Rippenköpfchens.

Das dorsale Bogenstück verdickt sich an seinem caudalen Rande zur Bildung der Gelenkfortsätze und verbindet sich zuerst durch Bandmasse, dann gelenkig mit den Nachbarwirbeln. Die Gelenkfortsätze bilden längere Zeit das dorsale Ende des unvollständigen Neuralbogens, und die von ihnen gestützte Musculatur liegt grösstentheils lateral vom Wirbelbogen, ein Verhältniss, das bei der als Hemmungsbildung mitunter auftretenden Spina bifida oder dorsalen Wirbelspalte bestehen bleibt, während normalerweise sich die Bogenschenkel allmählich über dem Medullarrohr ringförmig schliessen.

Ehe dies jedoch geschieht, hat die Verknöcherung der so entstandenen Knorpelwirbelsäule schon beträchtliche Fortschritte gemacht.

Die primitiven Anlagen der beiden ersten Halswirbel unterscheiden sich, abgesehen von einem stärkeren Breitenwachsthum des ersten gegenüber einem stärkeren Längenwachsthum des zweiten, in keiner Weise von denen anderer Wirbel. Zu einem Drehwirbel wird der erste Halswirbel dadurch, dass seine hypochordale Spange bestehen bleibt, verknorpelt und durch Vereinigung mit dem dorsalen Bogenstück einen einheitlich die Chorda und das Rückenmark umfassenden Ring bildet. Gleichzeitig verbreitert sich der caudale Theil des ersten Wirbelkörpers zur Bildung eines stark vorspringenden »Gesimses«, während sich der craniale Theil zu einem conischen, an seinem ventralen

und lateralen Theil vom Gesimse umgebenen Zapfen verjüngt. In die so um den Körper entstandene, halbkreisförmig verlaufende Hohlkehle passt die verknorpelte hypochordale Spange, welche, kurz gesagt, zum ventralen Atlasbogen wird (Fig. 150). Die vom zweiten Halswirbel gebildete hypochordale Spange schwindet frühzeitig. Der anfänglich nur durch eine Bandscheibe mit dem Körper des zweiten Halswirbels verbundene Körper des ersten Halswirbels löst sich von seinem Bogen los und verschmilzt mit dem zweiten Halswirbel zum einheitlichen knorpeligen Epistropheus.

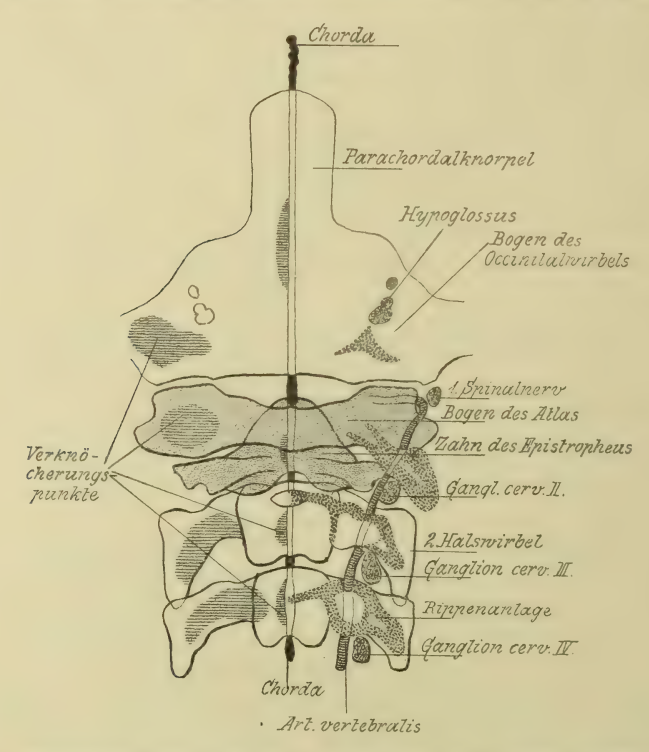


Fig. 150. Frontalprojection aus der Schnittserie von einem Rindsembryo von 22,5 *mm*. Vergrösserung ca. $^{15}/_{1}$. Nach Froriep. Ventralansicht. Linkerseits sind die Rippenanlagen und Spangenreste weggelassen und durch horizontale Striche die Verknöcherungszonen eingetragen. Rechterseits Rippenbogen punktirt und die Lage der Nerven und der Arteria vertebralis angegeben. Die Anlage des ersten Halswirbels ist dunkel gehalten.

Das ganze zwischen Atlas und Epistropheus gelegene Gelenk ist somit innerhalb der ersten Halswirbelanlage entstanden.

Die den »Zahn« des Atlas durchsetzende Chorda wird nebst umgebenden Bindegewebstheilen Ligamentum suspensorium; die übrigen Hilfsbänder sind Reste der bindegewebigen Wirbelsäule.

Auch die Kreuzbeinwirbel legen sich getrennt an, bilden aber durch ihre gabelig getheilten (Pferd) oder ganz kurzen (Schwein) Dornfortsätze schon den Uebergang zu den noch rudimentäreren und an

Zahl selbst für ein und dieselbe Thierart nach der Rasse sehr wechselnden Schweifwirbeln, deren Neuralbogen der Mehrzahl nach offen bleiben, während an ihnen (Rind, manche Hunderassen) Hämalbogen auftreten können. Die letzten 2—3 Schweifwirbel bilden vielfach ein einheitliches, von der Chorda durchzogenes, an die Verhältnisse an der Schweifwirbelsäule bei den Vögeln erinnerndes, Urostyl und führen den Beweis, dass die Schweifwirbelsäule einer in caudocranialer Richtung fortschreitenden Rückbildung unterliegt (siehe auch S. 79).

Zum Achsenskelet müssen auch noch die, der lateralen und ventralen Rumpfwand als Stütze dienenden, visceralen Bogen, die Rippen und das Brustbein gerechnet werden.

Die Rippen entwickeln sich durch selbstständige Verknorpelung der zwischen den Muskelsegmenten der Körperseitenplatten gelegenen bindegewebigen Muskelsepten. Die Verknorpelung derselben beginnt zuerst in der Nähe der Wirbelkörper, aber unabhängig von ihnen im Bereiche der primitiven Rippenanlage und schreitet von da rasch ventralwärts vor. So entstehen nur durch Bandmasse, nämlich die Reste der häutigen primitiven Rippenanlagen, mit den Knorpelwirbeln verbundene Spangen, die Knorpelrippen.

Principiell gehört, wie der Befund an niederen Wirbelthieren zeigt, zu jedem Wirbel eine paarige Rippenanlage, die sich aber bei den höheren Thieren, wenn auch in frühen Entwicklungsstadien angelegt, doch sehr ungleich ausbildet. Dadurch kommt es im Wesentlichen zur Sonderung der einzelnen Regionen der Wirbelsäule. Nur im Bereiche der Brustwirbelsäule erfahren die zum Schutze der lebenswichtigen Brustorgane und zum Ansatze des Schultergürtels und seiner Muskeln verwendeten Rippen ihre volle Ausbildung und veranlassen bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren die Bildung des Brustbeins. Die ventralen Enden der wahren Knorpelrippen vereinigen sich nämlich, nachdem sie bis in die Nähe der ventralen Medianlinie vorgewachsen sind, jederseits zu einer Knorpelleiste, der Brustbeinleiste.

Die beiderseitigen Leisten nähern sich bis zur Berührung in caudocranialer Richtung allmählich und bilden so einen unpaaren, durch eine Naht verbundenen Streifen, das Knorpelsternum (Schweine- und Schafembryonen von ca. 4 *cm*). Die caudalen Enden der beiden Sternalleisten, welche genetisch zu den ersten falschen Rippen in Beziehung stehen, verbinden sich und wachsen zu dem bei den Hufthieren mehr oder weniger schaufelförmig verbreiterten processus ensiformis aus. Das einheitliche Knorpelsternum zeigt später durch quere Trennungslinien Andeutungen an einen Zerfall in metamere Stücke.

Die Art der Entstehung des Brustbeins erklärt die als »Brust- oder Brustbeinspalten« bekannten Hemmungsbildungen, die entweder durch mangelhafte Entwicklung der Rippen oder durch mangelhafte Vereinigung der Sternalleisten bedingt sind, und bei welchen nur die Haut und zwischen den beiderseitigen Rippenenden oder Sternalleisten gelegenes Bindegewebe den Verschluss der Brustwand vermittelt. Durch die

Nachgiebigkeit dieses Verschlusses kann es zum Vorfall des Herzens, zur Ectopia cordis, kommen.

Gabelung der Rippen am Sternalende, Verwachsungen zweier oder mehrerer hintereinander gelegener Rippen, Verdoppelungen und mangelhafte Anlage derselben, sind bei den Haussäugethieren keineswegs seltene Missbildungen.

Die an den Halswirbeln angelegten Rippenrudimente verbinden sich mit ihrem medialen Ende mit dem Wirbelkörper; mit ihren lateralen Enden legen sie sich den Querforttätzen des Wirbelbogens an (s. Fig. 150). Zwischen beiden liegt das von der Vertebralarterie und -Vene passirte »Querfortsatzloch«. Von Rippenrudimenten an den Lenden- und Kreuzbeinwirbeln habe ich an den von mir untersuchten Embryonen (vom Pferd, Schafe und Schweine) keine Spuren nachweisen können, zweifle aber an ihrer zeitweiligen selbstständigen Existenz um so weniger, als dieselbe schon durch die sehr wechselnde Zahl der ausgebildeten Rippen, (Schwein 14—17, Pferd 17—19) und durch die ausserordentlich variable Entwicklung der letzten Rippe mehr als wahrscheinlich wird.

Die Verknöcherung des knorpeligen Achsenskeletes vollzieht sich durch enchondrale Ossification, welche zur Ausbildung von Knochenkernen oder Ossificationspuncten im Knorpel führt, die nach Zahl und Ort ihres Auftretens für die einzelnen Knochen grosse Gesetzmässigkeit zeigen und unter steter Vergrösserung und schliesslicher Verschmelzung zur völligen Verknöcherung des provisorischen Knorpelmodells führen. Ihren Abschluss erreicht die Verknöcherung des Knorpelskeletes meist erst beträchtliche Zeit nach der Geburt.

Bezüglich der bei der Verknöcherung sich abspielenden feineren Vorgänge verweise ich auf die Lehrbücher der Histologie und erwähne der Vollständigkeit halber nur, dass sich die Ossification unter Theilung der Knorpelzellen, Verkalkung der Grundsubstanz, Einwucherung von Blutgefässen, Auflösung der Knorpelsubstanz und Bildung einer Markhöhle und des Knochenmarkes unter reger Betheiligung der als Osteoblasten bezeichneten Zellen vollzieht.

Die Wirbel verknöchern von je einem Knochenkern in der Basis der beiden Neuralbogenhälften und einem in der Mitte des Wirbelkörpers (s. Fig. 150) aus. Dazu kommen noch die aus Nebenknochenkernen entstehenden »Epiphysenplatten« an den Endflächen der Wirbelkörper und accessorische Ossificationen an den Dorn- und Querfortsätzen.

Die Rippen verknöchern nur unvollständig von einem im Rippenkörper gelegenen Ossificationspunct aus. Ein Theil ihrer knorpeligen Anlage bleibt als Rippenknorpel bestehen. Später tritt noch je ein accessorischer Knochenkern im Köpfchen und im Rippenhöcker auf.

Auch das Brustbein verknöchert nicht in seiner ganzen knorpeligen Anlage, von der sich der »Schnabelknorpel« oder das Manubrium und der »Schaufelknorpel« oder processus xiphoideus bis ins höhere Alter, die Brustbeinfugen aber nur vorübergehend erhalten.

Beim Pferd findet man meist 7 Knochenkerne, von denen die beiden letzten bald

mit einander verschmelzen; das Brustbein des erwachsenen Pferdes besteht dann aus 6 Knochenstücken.

Das Brustbein des Rindes besteht aus 7 Knochen, zu welchen sich noch häufig ein zwischen den beiden ersten Rippen gelegener Knochenkern gesellt. Der Schnabelknorpel fehlt. Auch beim Schaf und bei der Ziege finden sich am cranialen Brustbeinende zwei kleine, gelenkig aufgesetzte, accessorische Knöchelchen, die als Sternalende des reducirten Rabenschnabelknochens gedeutet werden.

Das Brustbein des Schweines besteht aus 6, das der Fleischfresser aus 8 Knochenstücken. Diese zeitweilig durch Knorpelfugen oder zeitlebens durch ein Gelenk (Rind, Schwein, zwischen 1. und 2. Knochenstück) verbundenen knöchernen Sternaltheile sind, soviel man weiss, sämmtlich aus paariger Anlage (vielleicht das nasalste Stück ausgenommen) entstanden und synostosiren zu einem Knochengebilde.

Die Entwicklungsgeschichte des Schädels gestaltet sich im wesentlichen wie folgt:

Auch der Schädel durchläuft wie das Achsenskelet des Rumpfes ein häutiges und knorpeliges Entwicklungsstadium, ehe er verknöchert.

Die erste Anlage des Kopfes wird gleichzeitig mit der ersten Anlage der primitiven Hirnausbuchtungen durch eine, in deren Bereiche auffallende, kochlöffelförmige Verbreiterung der Stammzone zu den »Kopfplatten« bemerkbar (siehe Fig. 33 und 35). Wie die Stammzone des Rumpfes werden auch die Kopfplatten von einer schmalen Parietalzone eingefasst; wie die Stammzone des Rumpfes, so bestehen auch die Kopfplatten aus lockerem, später sich verdichtenden Mesenchym und umschliessen nach Bildung der vorderen Darmbucht den dorsalen und seitlichen Theil der vorderen Darmhöhle, deren Epithel in der Medianebene das plattenartig abgeflachte craniale Ende des Kopffortsatzes (siehe Fig. 42) einverleibt ist, das weiter nasalwärts in den Chordaentoblast übergeht.

Die Chorda-Anlage durchzieht somit anfänglich fast die ganze Schädelanlage und reicht bis nahe an die vor den Kopfplatten gelegene Parietalzone des Kopfes. Es muss also schon in diesem frühen Stadium der Schädelanlage ein grösserer caudalwärts gelegener chordaler und ein bedeutend kleinerer vorderer prächordaler Schädelabschnitt unterschieden werden.

Mit zunehmender Grösse der primitiven Hirnanlage überwächst der Schädel seine Parietalzone nach vorne (siehe Fig. 35 und 59), und seine anfänglich so einfache Gestalt complicirt sich dadurch, dass das Mesenchym der Kopfplatten dorsalwärts die primitiven Hirnbläschen von vorne und von den Seiten her umwächst und die inzwischen entstandenen primitiven Augen- und Gehörbläschen einhüllt, während es gleichzeitig ventral die inzwischen gebildeteChorda und die Aorten umscheidet (siehe Fig. 45). Ausserdem verändert sich die Gestalt der Kopfplatten, indem sich selbe der Form des sich weiter gliedernden Hirnes und der Sinnesorgane anpassen, und es fällt sehr früh (Fig. 35 und 60) in dem hinter dem Ohrbläschen gelegenen Kopfgebiete eine Gliede-

rung in Ursegmente (beim Schafe in 4) auf, die aber das Gehörbläschen in nasaler Richtung niemals überschreitet.

Es ist wichtig, dass im Bereiche des segmentirten Hinterkopfes, in der schon auf Seite 61, 3 besprochenen und in Fig. 48 gezeichneten Weise, eine Cölombildung eintritt, die sich in dem dicht hinter dem Ohrbläschen gelegenen vordersten Kopfsegmente nur in rudimentärer Weise ausbildet, ein Umstand, der zusammengehalten mit der frühen Rückbildung der aus diesem Segmente hervorgehenden Muskelplatte darauf hinweist, dass dieser Theil des Kopfes schon jetzt einer von vorne nach hinten fortschreitenden Rückbildung unterliegt. Man kann demnach jetzt einen segmentirten Hinterkopf und einen unsegmentirten Vorderkopf an der Schädelanlage unterscheiden, deren beiderseitige Grenze das dem Vorderkopfe zugehörige Ohrbläschen markirt. Der Begriff chordaler Schädelabschnitt und segmentirter Hinterkopf decken sich jedoch nicht, denn die Chorda reicht nasalwärts anfänglich über das Gebiet des segmentirten Hinterkopfs hinaus und in den unsegmentirten Vorderkopf hinein. Letzterer besteht somit wieder aus einem unsegmentirten chordahaltigen und unsegmentirten chordalosen Gebiete (chordaler und prächordaler Vorderkopf).

Noch ehe sich der anfangs ganz unbedeutende prächordale Vorderkopf wesentlich vergrössert und sich unter gleichzeitiger Verbreiterung des lateral von den Kopfplatten gelegenen Theiles seiner Parietalzone an der Bildung des Gesichtes betheiligt, hat sich die Kopf- oder Scheitelbeuge ausgebildet und zur bogenförmigen Knickung der Hirnanlage und des vorderen Chordaendes geführt (Fig. 151).

Der prächordale Vorderkopf vergrössert sich später, zum Theile beeinflusst durch die weitere Entwickelung des Vorderhirns, beträchtlich und entspricht dann dem späteren vorderen Keilbein und der Nasengegend.

Wie die Parietalzone des Rumpfes zur Bildung der Körperseitenplatten, so wird die Parietalzone des Kopfes zur Bildung der Wände der Kopfdarmhöhle, die durch die Bildung der Visceralbogen und Spalten und durch die Bildung der Mundhöhle ihr eigenes Gepräge erhalten, verwendet. Wie in den Körperseitenplatten später die Knorpelrippen und knöchernen Rippen, so entstehen auch in den Visceralbogen des Kopfes knorpelige, später verknöchernde Visceralspangen, die jedoch nicht als Rippenäquivalente gedeutet werden dürfen, da sie nicht wie jene in bestimmter Beziehung zu zugehörigen Ursegmenten oder später zu Knorpelwirbeln stehen, vielmehr unabhängig von Wirbelanlagen im Bereiche des unsegmentirten Vorderkopfes auftreten.

Der erste Schlundbogen (Kieferbogen) betheiligt sich, in der schon auf Seite 72 und in Fig. 66--68 dargestellten Weise, an der Bildung des Gesichtes. Der zweite (Zungenbeinbogen) liefert einen grossen

Theil des Zungenbeinapparates, an dessen Bildung sich auch der dritte betheiligt; der vierte bildet sich vollständig zurück.

Die auf Sagittalschnitten durch Embryonen mit ausgeprägter Schädelbeuge das vordere bogenförmige Chordastück, die »Chordaschleife«, enthaltende und in die Schädelhöhle vorspringende Mesenchymleiste heisst vorderer Schädelbalken oder primitive Sattellehne (Fig. 151); eine zweite, später hinter dieser Bildung entstehende und zwischen Hinter- und Nachhirn gelegene Leiste wird als hinterer Schädelbalken bezeichnet. Beide bestehen aus gefässreichem Gallertgewebe, das grösstentheils in die Gefässhaut des Gehirnes umgewandelt wird.

An dem soweit ausgebildeten (Kaninchen von 10 Tagen, Hund von 18—20, Schaf von 20—25 Tagen) nur aus zellenreichem Bindegewebe

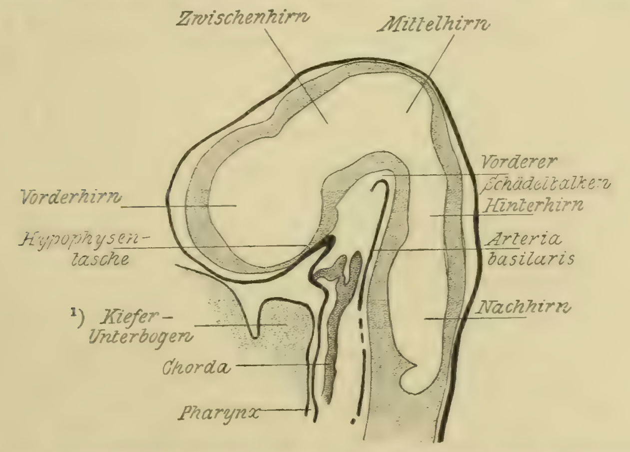


Fig. 151. Medianschnitt durch den in Fig. 63 abgebildeten Schafembryo. Vergrösserung $^{30}/_{1}$.

bestehenden »häutigen Primordialschädel« — siehe die Figuren 63 bis 65 — ist weiter zu unterscheiden:

1. Der neurale, die fünf Hirnbläschen und das Labyrinthbläschen umschliessende Hirnschädel und

2. der zur Aufnahme der Kopfdarmhöhle und der primitiven Mundhöhle sowie wichtiger Sinnesorgane (Sehorgane, Geruchs-, Geschmacksorgan) verwendete viscerale oder Gesichtsschädel, dessen Dach zugleich den dicken Boden der häutigen Schädelkapsel, die Schädelbasis bildet und zeitweilig durch die Hypophysenanlage (siehe Seite 132) durchbrochen ist.

Die Chordaschleife, welche vielfach abortive Seitensprossen treibt (Fig. 151), endet um diese Zeit mit ihrem absteigenden Schenkel dicht vor oder an der Insertionsstelle der primitiven Rachenhaut an der Schädelbasis; später findet man ihr nasales Ende nach Rückbildung dieses Schleifenschenkels in der Sattellehne etwa unter dem vorderen Rande der Mittelhirnbasis.

1) Lies: »Unterkieferbogen« statt Kiefer-Unterbogen.

Ueberblickt man die bisher verfolgte Entwicklung des häutigen Schädels und vergleicht sie mit der des Rumpfes und seines häutigen Achsenskelets, so ergeben sich zwischen beiden wichtige Uebereinstimmnngen: Wie der Rumpf, so besteht auch der Kopf aus axialem Mesenchym, welches das Centralnervensystem umscheidet und ein beträchtliches Stück der durch spätere Rückbildung sich verkürzenden Chorda dorsalis enthält. Wie am Rumpfe, so kann man auch am Kopfe deutlich eine Parietal- und Stammzone unterscheiden.

Der Kopf erweist sich somit als der vorderste Abschnitt des Rumpfes, mit welchem er nach Bau und Entwicklung im Wesentlichen übereinstimmt. Die Anlage von Ursegmenten, Cölom, Muskelplatten und Muskelsepten im Hinterkopf erweist diesen Kopfabschnitt als principiell mit dem häutigen Achsenskelet des Rumpfes gleichwerthig (spinaler oder vertebraler Schädelabschnitt im Gegensatz zum unsegmentirten Vorderkopf).

Durch die beträchtliche Entwicklung des Gehirnes im Vergleich zum Rückenmark einerseits und durch die Beziehungen zum Kopfdarm und dessen Mündung sowie zu den Sinnesorganen andererseits aber complicirt sich der Kopf dem Rumpfe gegenüber in hohem Grade nach Form und Bau. Der dadurch zwischen Beiden entstehende Unterschied wird noch durch den Umstand vermehrt, dass bei niederen Wirbelthieren der Kopfdarm neben der Nahrungsaufnahme auch noch mit der Function der Athmung betraut ist. Durch die Entwicklung der diese Function übernehmenden, sich ja auch bei den höheren Wirbelthieren anlegenden, Kiemenbogen und Furchen entsteht ein weiterer Gegensatz zwischen dem Visceralskelet des Kopfes und dem des Rumpfes.

Nicht minder trägt zu den sich ausbildenden Unterschieden zwischen den beiden Körperregionen die zum Theile mit einer Rückbildung des vorderen Chordaendes einhergehende beträchtliche Ausbildung des anfänglich unscheinbaren prächordalen Vorderkopfes und die ebenfalls in caudaler Richtung Platz greifende Verwischung der Segmentirung des Hinterkopfes bei. Der Umstand, dass die Chorda vor der Rückbildung ihres absteigenden Schenkels weiter nasalwärts reichte, spricht, zusammengehalten mit der im vordersten Ursegmente des Hinterkopfes nur rudimentären Cölombildung und der baldigen Rückbildung der kleinen, aus diesem Segmente gebildeten Muskelplatte dafür, dass die Segmentirung des Kopfes ursprünglich (das heisst bei niederen Wirbelthieren) weiter nasalwärts gereicht haben muss, und dass der Vorderkopf auf Kosten des Hinterkopfes durch Assimilirung von dessen vorderstem Segmente wächst. Dass letzterer einer, in caudaler Richtung fortschreitenden, Reduction unterliegt, ergiebt sich aus der Art und Weise seiner Verknorpelung. Vergleichend embryologische Untersuchungen haben gezeigt, dass der Hinterkopf, um diesen an seinem Vorderende stattfindenden Verlust zu decken, sich einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion verschafft, somit in stetem caudalem Vorrücken begriffen ist. *Die Wirbel-*

säule unterliegt demnach bei den gegenwärtig lebenden Thieren nicht nur vom Schwanzende (siehe Seite 179), sondern auch vom Kopfende her einer continuirlichen und fortschreitenden Verkürzung.

Alle diese bislang noch ziemlich übersichtlichen Verhältnisse werden aber durch die Verknorpelung des häutigen Primordialcraniums und noch mehr durch die ihr folgende Verknöcherung mehr oder weniger vollständig verwischt. Beide Vorgänge erhöhen die zwischen Kopfskelet und Rumpfskelet bestehenden Unterschiede in hohem Grade, und es zeigt sich, dass die weitere Entwickelung des Kopfskelets nun ihre eigenen, von der Entwickelung des Rumpfskelets sehr verschiedenen Wege geht.

Der häutige Primordialschädel wird nicht in seiner ganzen Dicke und Ausdehnung in den Knorpelschädel umgewandelt, sondern begreift ohne erkennbare Abgrenzung einzelner Schichten die drei Hirnhäute, die spätere Knorpelschichte und die Bindegewebsschichte, auf der später die Deckknochen entstehen, sowie die äussere Haut in sich.

Die Verknorpelung findet zwischen einer der späteren Meninx fibrosa des Gehirns entsprechenden Schichte und der Schichte, auf welcher später die Deckknochen entstehen, statt. Sie tritt zuerst, wie an der Wirbelsäule, in der Umgebung der Chorda an der Basis und dann erst an den Seitentheilen des Schädels auf, während das Schädeldach zum Theile im Zusammenhang mit den Seitentheilen, aber niemals bei den Säugethieren in seiner ganzen Ausdehnung, verknorpelt, sondern in wechselnder Ausdehnung häutig bleibt (Fig. 154). Ein das Centralnervensystem völlig umschliessender Knorpelring wird nur im Gebiete der Schuppe des späteren Hinterhauptbeines gebildet. In den nasalwärts von derselben gelegenen Theilen dagegen schwankt die Ausbreitung des Knorpels im Bereiche des Schädeldaches nicht unbeträchtlich. Das Knorpelcranium reicht am weitesten gegen die Convexität des Schädels hinauf beim Schweine, reducirt sich bei der Katze und dem Schafe und zeigt beim Rinde seine geringste Höhenentwicklung. An der Schädelbasis bleiben Lücken für durchtretende Nerven und Gefässe; an den Seitentheilen bestehen zeitweilige, nur durch Bindegewebe verschlossene Lücken, die Fontanellen, zwischen den Knorpelrändern.

Die Knorpelbildung beginnt an den verschiedenen Schädeltheilen, namentlich an der Schädelbasis und Nasengegend ziemlich gleichzeitig, und der knorpelige Primordialschädel entsteht somit auf einmal, wie aus einem Gusse in kürzester Zeit. Man kann an ihm unterscheiden:

1. ein Paar zu beiden Seiten des vorderen Chordaendes gelegene Knorpelplatten, Parachordalknorpel- oder Parachordalia genannt (s. auch die Figg. 149 und 150), die zusammen mit der Chorda die continuirliche basicraniale Platte bilden (Fig. 152);
2. ein Paar, den Boden für das Vorderhirn bildende Knorpelstäbe, die nasalwärts von den Parachordalien gelegenen Trabeculae. (Fig. 152). Sie stossen caudalwärts aneinander, umfassen das vordere Chordaende und umschliessen die Hypophyse. Vor dieser

verschmelzen sie miteinander und bilden zusammen mit den das Geruchsorgan einschliessenden knorpeligen Nasenkapseln die vordere Keilbein- und Siebbeinregion des Schädels;

3. Knorpelkapseln für die Sinnesorgane, die Ohr- und Nasenkapseln genannt, vereinigen sich mehr oder weniger vollständig mit den Wandungen des Schädels.

Die basicraniale Platte wölbt sich im Weiterwachsen über die Occipitalregion des Schädels, verschmilzt mit den Ohrkapseln und bildet die Hinterhauptsregion, die Ohrregion und das hintere Keilbein.

Die Stirn- und Scheitelregion bildet sich durch spätere Verknöcherung in der als primitives Schädeldach verwendeten Bindegewebsmembran. Durch die Verknorpelung wird die früher characteristische Segmentirung des Hinterkopfes nahezu vollständig verwischt. Es entwickelt

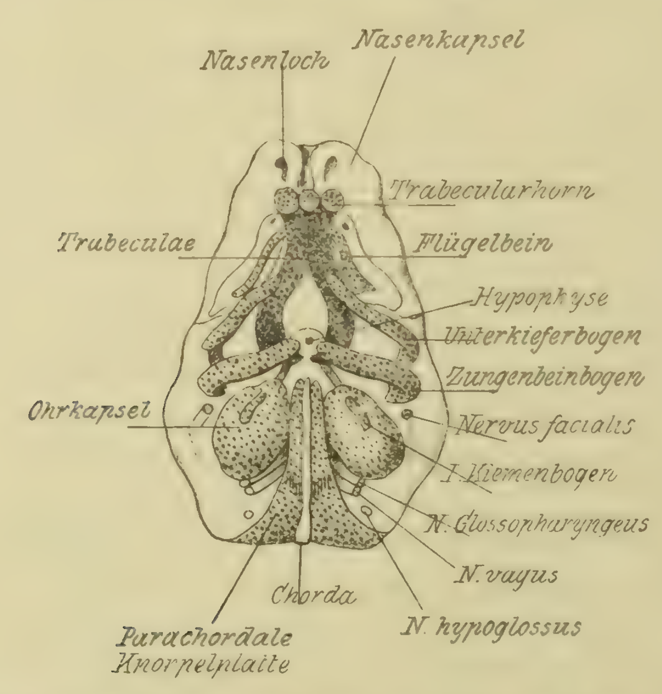


Fig. 152. Kopf eines Schweineembryos von $1^1/_2$ *cm* Länge. Nach Parker. Ansicht von der Schädelbasis; vergrössert.

sich nämlich nur das caudalwärts letzte der vier Wirbeläquivalente zu einem selbstständigen Occipitalwirbel, der im Wesentlichen mit den Halswirbelanlagen übereinstimmt, aber keine Intervertebralscheibe ausbildet (siehe Figg. 147, 149 und 150 »Bogen der Occipitalwirbelanlage). Seine hypochordale Spange schwindet bald; Rippenäquivalente sind nur angedeutet. Dieser Occipitalwirbel articulirt nur auf den Bogen des ersten Halswirbels (Atlanto-occipitalgelenk). Die cranialwärts vor dem Occipitalwirbel gelegenen und nasalwärts an Grösse continuirlich abnehmenden Segmente confluiren zu einem einheitlichen, scheinbar ungegliederten Abschnitt, dem Parachordalknorpel, in welchem nur noch die Wurzelgruppen des Hypoglossus vorübergehend an die einstige Segmentirung erinnern.

Die in der Schädelbasis noch längere Zeit deutliche Chorda zeigt verschiedene, an die Gallertkerne der Intervertebralscheiben der Wirbel-

säule erinnernde Anschwellungen und endet hinter der Sattellehne. Niemals aber werden diese Anschwellungen von deutlichen Knorpelwirbelkörpern begrenzt.

Die knorpeligen Visceralbogen des Kopfes entstehen selbstständig und unabhängig vom Knorpelcranium.

Der Zeitpunct der vollen Anlage des Knorpelschädels ist noch vor dem Beginn der Verknöcherung erreicht, und der Knorpelschädel wächst jetzt in allen Dimensionen gleichmässig, lässt aber, ehe Knochenkerne in ihm auftreten, keine Abgrenzung seiner späteren Theile unterscheiden. Er bildet vielmehr eine einheitliche, mehr oder weniger vollkommene, beim Säuger aber über der Convexität des Gehirnes stets nur durch

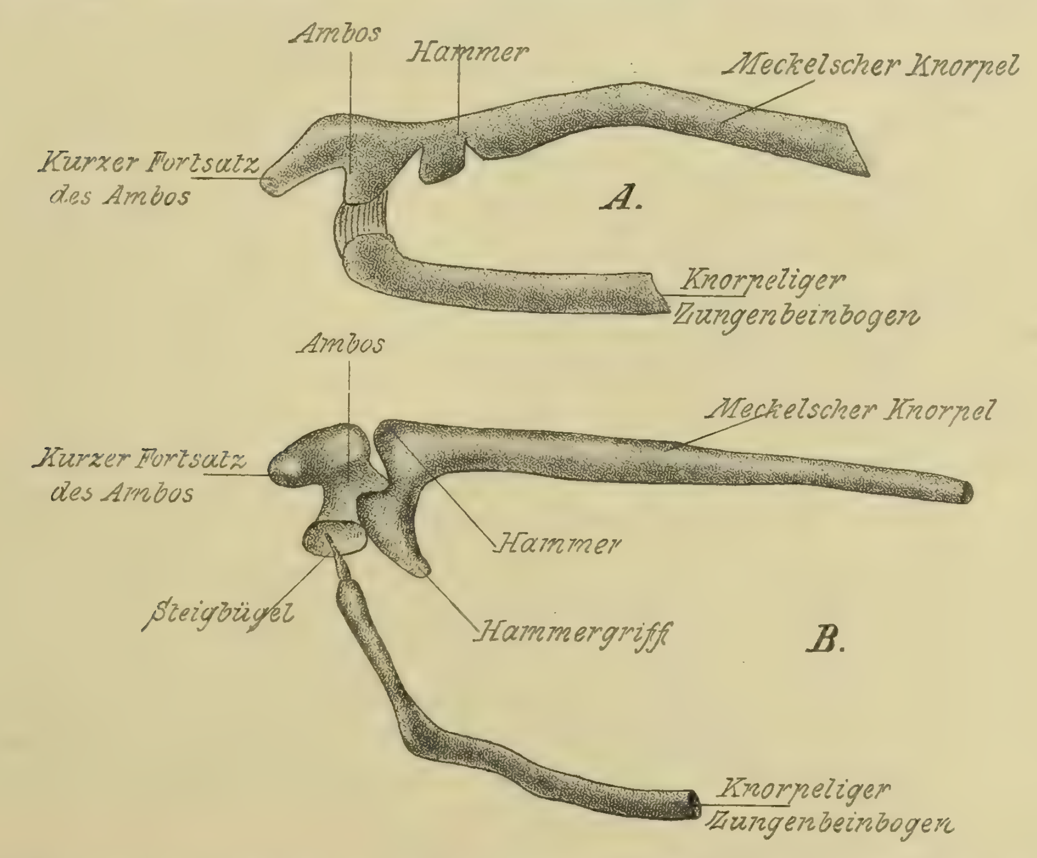


Fig. 153. *A* u. *B*. Präparirte und vergrösserte Reichert'sche und Meckel'sche Knorpeln nebst der Anlage der Gehörknöchelchen von einem 2,7 *cm* langen Schafembryo. Nach Salensky.

Bindegewebe abgeschlossene Kapsel die nach vorne die knorpelige Nasenscheidewand und seitlich von dieser das Siebbeinlabyrinth und die Muscheln trägt (siehe Figg. 152 und 154).

Der Labyrinthgegend des Knorpelschädels angeheftet finden sich zwei, bei Schafembryonen von 2 *cm* Länge schon sehr deutliche, die erste Schlundspalte zwischen sich fassende Knorpelstäbchen: der im häutigen Unterkieferbogen entstandene Unterkiefer oder Meckel'sche Knorpel und der im häutigen Zungenbeinbogen gebildete Zungenbein- oder Reichert'sche Knorpel (siehe Fig. 153).

Der Unterkieferknorpel gliedert sich in einen grösseren ventralen Theil und zwei kleinere, sein dorsales Ende bildende Abschnitte. Das der Labyrinthwand zunächst gelegene Stück wird zum Ambos und seinen Fortsätzen, das zweite zum Hammer; beide bleiben durch

Bindegewebe verbunden. Das dritte, weitaus längste vom häutigen Unterkiefer umschlossene Stück bleibt durch eine dünne Knorpelspange noch längere Zeit mit der Hammeranlage in Zusammenhang. Aus diesem dünnen Knorpelstreifen bildet sich später durch Ossification der lange Fortsatz des Hammers.

Der Zungenbeinknorpel wird, wie sein Name sagt, zum Zungenbein umgewandelt, an dessen Aufbau sich auch der dritte Schlund bogen betheiligt. Auf Reste desselben werden ferner die Knorpelstäbchen, welche sich in den als Glöckchen oder Berlocken am Halse der Ziegen und Schweine bekannten Hautanhängen vorfinden, zurückgeführt.

Der Steigbügel geht nach den Einen aus dem dorsalen Ende des Zungenbeinknorpels, nach Anderen aus dem gleichen Ende des Kieferknorpels hervor; nach einer dritten Anschauung soll er aus doppelter Anlage entstehen, insofern seine, das ovale Fenster schliessende, Fussplatte aus der Labyrinthwand, die beiden Bügelschenkel aber aus dem der Labyrinthkapsel aufliegenden Ende des Zungenbeinknorpels gebildet werden. Die ringförmige Spalte im Steigbügel rührt von der Durchbohrung seiner Anlage durch die, mit Ausnahme der Nagethiere sich später bei den Hausthieren wieder zurückbildende, Arteria perforans stapedia aus der Carotis interna her.

Durch Verschmelzung der beiden Steigbügelanlagen entsteht ein Knorpelchen, das durch ein linsenförmiges Verbindungsstück, das spätere Os lenticulare, mit dem Ambos articulirt, mit seiner Fussplatte dagegen in das ovale Fenster eingelassen ist. Sämmtliche von Gallertgewebe umhüllte Gehörknöchelchen liegen anfangs ausserhalb der noch engen spaltenartigen Paukenhöhle. Sie werden erst nach der Geburt in die erweiterte Paukenhöhle verlagert, bleiben aber ebenso, wie die zwischen ihnen hinziehende Chorda tympani, in Schleimhautfalten eingeschlossen und durch sie mit der Schleimhauttapete der Paukenhöhle in Zusammenhang.

Der weitaus grösste Theil der aus Knorpel und Bindegewebe bestehenden Schädelanlage verknöchert, ein weiterer Theil schwindet wieder, ein dritter Theil bleibt zeitlebens bestehen.

Es schwindet wieder der Theil des Primorldialschädels, welcher unter den Scheitelbeinen, einem Theil des Stirnbeins, dem Zwischenscheitelbein, der Schläfenschuppe und einem Theile der Nasenbeine liegt, ebenso der Meckel'sche Knorpel, auf welchem sich der Unterkiefer entwickelt.

Dauernd erhält sich ein Theil der knorpeligen Nasenscheidewand, nebst seinen, die äussere Nase stützenden Anhangsknorpeln; die fibrocartilago basilaris; die Fugenknorpeln des Zungenbeins (Pferd) und zeitweilig die Fugenknorpeln zwischen den Knochen der Schädelbasis (Keilbeinfuge, Keilbeinhinterhauptsfuge).

Sämmtliche Schädelknochen entstehen auf zweifache Weise, und sind deshalb in Primordialknochen und in Deck- oder Belegknochen unterschieden worden.

Die Primordialknochen entstehen entweder, wie die Knochen der Wirbelsäule und ihrer Visceralbogen in Gestalt von enchondralen Knochenkernen oder auf dem Wege der perichondralen Verknöcherung dadurch, dass die Knorpelhaut Knochen bildet und sich zur Beinhaut umwandelt. So wird der Knorpelschädel mehr oder weniger vollständig durch Knochen ersetzt. Die Primordialknochen gehen in der

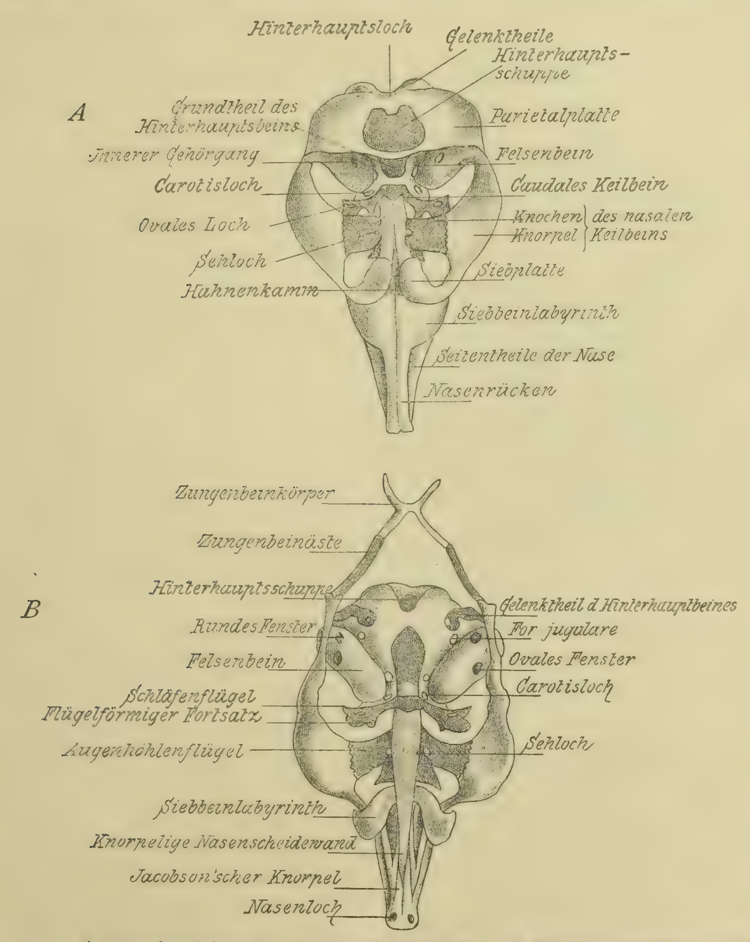


Fig. 154. *A* Dorsalansicht eines Primordialschädels vom Rinde in natürlicher Grösse. Nach Fr. Decker.
Die Hinterhauptsschuppe ist stark nach ab- und vorwärts gebogen, um deren dorsale Flächenansicht zu erhalten.
B Derselbe Schädel von der Basis. Zungenbein und Griffelfortsatz caudal emporgeschlagen.

Hauptsache aus der Basis und den Seitenwänden des Schädels hervor, als: das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des dorsalen Schuppenendes; das Keilbein mit Ausnahme der beim Menschen als innere Lamelle der flügelförmigen Fortsätze bezeichneten, bei den Hausthieren als

Flügelbein selbstständig bleibenden Region; Pyramide und Warzenfortsatz des Schläfenbeins; Gehörknöchelchen; Siebbein und Nasenmuscheln (Fig. 154 *A* u. *B*).

Die Deck- oder Belegknochen entstehen strenggenommen ausserhalb des Primordialschädels entweder in dem der Haut oder der Schleimhaut der Kopfdarmhähle zugehörigen Bindegewebe und bilden das knöcherne Schädeldach und die knöcherne Grundlage des Gesichtsschädels.

Es sind dem Kopfskelete eigentlich fremde Bildungen, Reste eines bei niederen Wirbelthieren neben dem Achsenskelet vorhandenen Hautskelets (siehe das S. 137 über die Zähne Gesagte), das bei den Amnioten mit Ausnahme gewisser Reptilien (z. B. Crocodile, Schildkröten) und weniger Säuger (z. B. der Gürtelthiere) völlig rückgebildet und nur am Kopfe erhalten wird, um durch Bildung der Deckknochen zur Ergänzung des inneren Skeletes beizutragen. Es verbindet sich bei den Säugethieren so innig mit letzterem, dass man bei ihnen den Knorpelschädel, die primären und die Belegknochen nur in früheren Stadien der Ossification als gesonderte Theile erkennen kann. Primordial- und Belegknochen treten dann sehr bald zu einer Knochenkapsel zusammen, deren doppelter Ursprung sich völlig verwischt.

Als Belegknochen entstehen: Der oberste Theil der Hinterhauptsschuppe; das paarige oder einfache Zwischenscheitelbein; die Scheitelbeine; die Schläfenbeinschuppe; die Stirnbeine; die Flügelbeine; der Paukentheil des Schläfenbeins; die Gaumenbeine; die Pflugschar; die Nasenbeine; die Thränenbeine; die Jochbeine; die Oberkiefer, Zwischenkiefer und der Unterkiefer.

Während der Verknöcherung des Schädels bleiben zwischen den noch nicht bis zur gegenseitigen Berührung ausgebildeten Knochen des Schädeldachs häutige Bezirke, die Fontanellen, vorübergehend bestehen; die weitere Ausbildung der Knochen, welche sich dann durch Fugen oder Nähte miteinander verbinden, bedingt den Schluss der Fontanellen.

a) Knochen des Hirnschädels:

1. Das Hinterhauptsbein zeigt stets die ersten überhaupt am Schädel auftretenden Knochenpuncte und zwar zwei symmetrische (bald zu einem Kerne verschmelzende) in der Schuppe (Fig. 154 *A*), je ein in den Gelenktheilen und einen unpaaren im Basaltheile (Fig. 154 *B*). Mit der Schuppe verschmilzt beim Hunde und den Wiederkäuern noch vor der Geburt, beim Pferde bald nach derselben, das als Deckknochen entstehende Zwischenscheitelbein (siehe unten).

2. Das Keilbein (Fig. 154 *A* und *B*), bildet erst nach Ossification der zwischen dem getrennt angelegten hinteren und vorderen Keilbein befindlichen Fuge einen einheitlichen Knochen. Das hintere Keilbein verknöchert von 3 (1 im Körper und 2 in den Flügeln), das vordere von 2 Kernen (einer in jedem Flügel) aus. Die flügelförmigen Fortsätze ossificiren von den Flügeln des hinteren Keilbeins aus. Die Keilbeinfuge verknöchert erst kürzere oder längere Zeit nach der Geburt.

3. Das Schläfenbein setzt sich noch beim neugeboreuen Thiere aus verschiedenen von einander trennbaren Knochen zusammen. Felsen- und Warzentheil

entstehen durch Verknöcherung der knorpeligen Ohrkapsel von 3 Kernen aus. Mit dem Felsentheil verschmilzt dann der beim Embryo knorpelige Griffelfortsatz und ossificirt von einem selbstständigen Kerne aus. Mit diesen Primordialknochen verbinden sich noch die als Deckknochen entstehenden Theile: die Schuppe und der Paukentheil. Der Paukentheil entsteht als ein anfänglich schmaler, das Trommelfell einfassender Ring in dem nach aussen von den Gehörknöchelchen gelegenen Bindegewebe, ein Umstand, der die Lage des langen Hammerfortsatzes in der Fissura petro-tympanica verständlich macht. Da sich nämlich der Paukenring zu einer Knochenplatte verbreitert, die mit dem Felsenbeine bis auf die Fissura petroso-tympanica verwächst und den knöchernen Gehörgang bildet, so wird in dieser Spalte, die ausserdem noch von der Chorda tympani passirt wird, der lange Hammerfortsatz eingeklemmt werden müssen.

4. Das Siebbein und die Nasenmuscheln entstehen aus dem hinteren Theil der knorpeligen Nasenkapsel (Fig. 152), deren vorderer Theil als Knorpelscheidewand und äussere Nasenknorpeln erhalten bleibt. Im Körper und ebenso in jedem Labyrinth tritt je ein Knochenkern auf.

Von den Knochen des Hirnschädels bleiben selbstständig: die Scheitel-, Stirn-, Nasen-, Thränenbeine und die Pflugschar. Das Zwischenscheitelbein verbindet sich beim Hunde und den Wiederkäuern noch vor der Geburt, beim Pferde bald nach derselben mit der Hinterhauptsschuppe; bei den Nagern verschmilzt es mit den Scheitelbeinen. Es entsteht beim Pferde und den Wiederkäuern aus zwei, beim Schweine und den Raubthieren aus einem Knochenkern. Bei der Katze bleibt es zeitlebens als selbstständiger Knochen bestehen.

Bei den Wiederkäuern verschmelzen die Scheitelbeine schon kurze Zeit nach der Geburt ausser mit dem Zwischeinscheitelbein auch noch mit der Hinterhauptsschuppe zu einem hufeisenförmigen Knochen.

b) Die Knochen des Gesichtsschädels entstehen theils als primordiale, theils als Belegknochen.

Als primordiale Knochen entstehen das Zungenbein, sowie die Gehörknöchelchen.

1. Das Zungenbein ossificirt bei den verschiedenen Haussäugethieren in sehr verschiedener Ausdehnung stets von mehreren Puncten aus; die restirenden unverknöcherten Thelie des knorpeligen Zungenbeinbogens und dritten Schlundbogens erhalten sich als Fugenknorpel und Bänder (Schläfenzungenbeinknorpel des Pferdes, lgt. stylohyoideum des Schweins). Der übrigens nur beim Pferde wohl ausgebildete und aus dem oberen Theil des dritten Schlundbogens hervorgehende processus stylohyoideus verschmilzt erst secundär mit der Schläfenbeinpyramide.

2. Der Hammer ist ein zusammengesetzter Knochen; sein langer Fortsatz entsteht als Belegknochen des zwischen Paukenring und Felsenbein durchtretenden Meckel'schen Knorpels und verschmilzt unter Schwund seiner knorpeligen Grundlage mit dem grösseren, als Primordialknochen ossificirenden, Theil.

Die Belegknochen des Visceralskelets, die Oberkiefer, Zwischenkiefer, Gaumbeine, Flügelbeine, Jochbeine und der Unterkiefer entstehen in der bindegewebigen Wand der Mundhöhle und im Bindegewebe des häutigen Ober- und Unterkieferfortsatzes.

Der Oberkiefer entwickelt sich auf den beiden Oberkieferfortsätzen, lateral

von der knorpeligen Nasenkapsel und ossificirt, wie es scheint, von mehreren Knochenkernen aus (beim Pferde ein Hauptkern und ein den kleinen Milchcaninus tragender Nebenkern).

Die Zwischenkiefer bilden sich auf dem zwischen den beiden Nasenlöchern gelegenen Theil des Stirnfortsatzes, jederseits aus je einem Knochenkern, und verschmelzen beim Pferde nach der Geburt unter sich und mit dem benachbarten Oberkiefer, bei den übrigen Thieren bleiben sie länger selbstständig.

Gaumenbeine und Flügelbeine kommen als Schleimhautknochen auf dem Dache und den Seitenwänden der Mundhöhle aus je einem Knochenkern zur Ausbildung.

Die Flügelbeine legen sich den von den Flügeln des hinteren Keilbeins auswachsenden flügelförmigen Fortsätzen an, bleiben aber selbstständige Knochen.

Das Jochbein entwickelt sich aus einem oder zwei Knochenkernen im Oberkieferfortsatze des ersten Visceralbogens.

Der beim Schweine im vorderen Ende der knorpeligen Nasenscheidewand befindliche Rüsselknochen darf nicht als ein eigentlicher Bestandtheil des Skelets aufgefasst werden. Derselbe entsteht erst nach der Geburt durch theilweise Verknöcherung der knorpeligen Nasenscheidewand. Auch bei alten Rindern findet man nicht selten ausgedehnte, aus vereinzelten Knochenkernen hervorgehende, zum Theil dem Verlaufe des Nasenkammes folgende oder zu grösseren Platten confluirende Ossificationen in der knorpeligen Nasenscheidewand. Diese Verknöcherungen sind irrigerweise für Wirbelanlagen gehalten worden, welche um die, angeblich bis zur Haut des Nasenspiegels reichende, Chorda dorsalis, welche man im Nasenkamme zu erblicken glaubte, entstehen sollten. Die Haltlosigkeit dieser Meinung erhellt aus der Bedeutung des Nasenkamms — derselbe ist eine ausserhalb des Knorpels gelegene, nur von Schleimhaut gebildete Septalleiste — und der wirklichen Endigung der Chorda in der Sattellehne des Keilbeins zur Genüge.

Von den stets durch eine unpaare Scheidewand getrennten Lufthöhlen des Kopfes ist die Kieferhöhle und Stirnhöhle beim neugebornen Fohlen noch klein. Die Gaumenhöhle ist beim neugebornen Kalbe schon vorhanden. Ihre volle Ausbildung erreichen die sämmtlichen Lufthöhlen des Kopfes (namentlich die Hinterhauptshöhle) aber erst in späteren Lebensjahren.

Der Schädel unterliegt auch nach seiner Verknöcherung und nach der Geburt im extrauterinen Leben noch mancherlei bedeutenden Umwandlungen, welche sich vor allem in einem nach Ordnung, Familie und Rasse, mehr oder minder auffälligen Ueberwiegen des Gesichtsschädels über den Hirnschädel aussprechen. Die mit der Entwicklung der Bezahnung und dem Zahnwechsel einhergehende weitere Ausbildung der Kiefer und der Kaumusculatur, sowie die Ausbildung der Hornzapfen und Lufthöhlen kommen hierbei gegenüber der viel langsameren und geringeren nachembryonalen Entwicklung des Gehirnes und des Hirnschädels als die wichtigsten Factoren in Betracht.

Der jugendliche knöcherne Schädel mit noch unverwachsenen Nähten lässt sich bekanntlich sehr leicht in drei hintereinanderliegende Knochensegmente zerlegen, die man, da sie dorsal das Gehirn umschliessen ventral aber in Gestalt des Unterkiefers und Zungenbeins viscerale Bogen tragen und ferner, weil zwischen ihnen paarige Hirn-

nerven austreten, als »Kopfwirbel« gedeutet hat. Diese Auffassung gewann an Wahrscheinlichkeit dadurch, dass in einem Theil dieser Kopfwirbel die Chorda dorsalis nachgewiesen werden konnte.

Man unterschied demnach:

1. einen Hinterhauptswirbel, dessen Basaltheil dem Wirbelkörper, dessen Gelenktheile dem Bogen und dessen Schuppe mit Zwischenscheitelbein dem Dornfortsatz entsprochen sollten;
2. einen hinteren Keilbeinwirbel, bestehend aus dem hinteren Keilbein mit seinen Flügeln und den Scheitelbeinen;
3. einen vorderen Keilbeinwirbel, bestehend aus dem Körper und den Flügeln des vorderen Keilbeins, sowie dem Stirnbeine; endlich noch
4. einen Siebbeinwirbel.

Die noch übrigen, im Schema nicht unterzubringenden Knochen erhielten theils wegen ihrer Beziehungen zu Sinnesorganen den Namen »Sinnesknochen«, theils wurden sie (z. B. der Unterkiefer und das Zungenbein) mit Rippen verglichen und geradezu als »Schädelrippen« bezeichnet.

Nach der gegebenen Schilderung von der Entwicklung des Kopfskelets erweisen sich alle in dieser Richtung aufgestellten Hypothesen als unberechtigt. In Wahrheit giebt es keine knöchernen »Schädelwirbel« im obigen Sinne, denn:

1. findet man niemals im Schädel Ursegmente oder Knorpelwirbel, welche nach ihrer Zahl oder dem Orte ihres Auftretens den knöchernen »Schädelwirbeln« entsprechen;
2. dort wo Ursegmente zu finden waren, wie im Hinterkopf, confluiren sie bei der Verknorpelung zu einem einheitlichen Knorpelstück, dem Parachordalknorpel, und es erweist sich somit der »Hinterhauptswirbel« allein schon aus mehreren rudimentären Knorpelwirbeläquivalenten aufgebaut, von denen, wie wir sahen, nur der letzte vorübergehend als distincter Knorpelwirbel zu erkennen war;
3. verbietet die Art der äusserst complicirten Verknöcherung des Schädels, die Schädelwirbel mit Rumpfwirbeln zu vergleichen. Jeder knöcherne Rumpfwirbel ossificirt nur als Primordialknochen, die »Schädelwirbel« aber sind Producte der Verbindung von Primordialknochen mit den dem Rumpfskelet ursprünglich ganz fremden Deckknochen, also auch nach der Art der Verknöcherung nicht einem Rumpfwirbel gleichwerthig.
4. endlich ist die Chorda dorsalis weder im vorderen Keilbein-, noch im Siebbeinwirbel nachzuweisen.

Die am jungen knöchernen Schädel auffällige Segmentirung ist also nur eine scheinbare, welche mit der im Hinterkopf allein andeutungsweise auftretenden Gliederung in Ursegmente ebensowenig in Beziehung gebracht werden darf, wie mit der Segmentirung des Rumpfskelets.

2. Entwicklung des Gliedmassenskelets.

Bezüglich der ersten Anlage der Gliedmassen verweise ich auf die S. 81 u. ff. gegebene und durch die Figg. 63—65 u. 74—76 illustrirte Schilderung.

Die stummelförmigen Extremitätenanlagen bestehen Anfangs, die hereinsprossenden Blutgefässe, Nerven und den epithelialen Ueberzug des Hornblattes ausgenommen, aus gleichartigen Mesenchymzellen, aus denen durch histologische Differenzirung, abgesehen von den Muskeln und ihren Hilfsorganen, den Sehnen und Fascien, die Skelettheile und ihre bindewebigen Hilfsorgane, die Gelenkkapseln und Bänder, hervorgehen.

Auch das Extremitätenskelet durchläuft ein häutiges und knorpeliges Entwicklungsstadium, ehe es in Knochen umgewandelt wird.

Die einzelnen Abschnitte des Gliedmassenskelets entstehen im Mesenchym der Gliedmassenanlage durch Umwandlung bestimmter Abschnitte in Knorpel, welche nachträglich verknöchern. Die einzelnen Knorpeltheile des Skeletes entstehen nacheinander vom Rumpfe gegen die Peripherie zu.

Die Brustgliedmasse überflügelt die Beckengliedmasse regelmässig nicht nur bezüglich ihrer Grössenentwicklung, sondern auch bezüglich der in ihr weiter als in letzterer gediehenen Skeletgliederung.

Um gewisse embryologische Thatsachen richtig zu verstehen, ist es nothwendig, daran zu erinnern, dass alle unsere Haussäugethiere, wie die vergleichende Anatomie und Paläontologie einwandslos beweist, von fünffingerigen resp. fünfzehigen Vorfahren (Pentadactylen) abstammen. Aber nur die Hand und der Fuss der Raubthiere — den Fuss des Hundes vielfach ausgenommen — zeigt diesen pentadactylen Bau noch erhalten, während bei den Hufthieren eine Reduction des Hand- und Fussskeletes entweder in der Weise eingetreten ist, dass nur ein besonders entwickelter Finger resp. eine Zehe (Unpaarhufer, Perissodactylen) oder zwei besonders ausgebildete Finger oder Zehen den Boden berühren und als Stützen für den Rumpf verwendet werden (Paarhufer oder Artiodactylen). Mit diesen Reductionen des Hand- und Fussskeletes haben sich dann noch mehr oder minder weitgehende Veränderungen auch in der Mittelhand und dem Mittelfusse, der Hand- und Fusswurzel, ja sogar am Unterarm und Unterschenkel combinirt, die meist auf möglichste Festigkeit der einseitig als Stützorgane verwendeten Extremitäten und möglichst geringe Reibung während der Abwicklung derselben vom Boden bei der Ortsbewegung abzielen. Dass diese Vorgänge auch die Extremitätenmusculatur sehr wesentlich beeinflussen mussten, ist klar. Es unterliegen denn auch gewisse, bei den Pentadactylen noch sehr wichtige Muskeln der Rückbildung und der bindegewebigen Umwandlung (vor allem die Pronatoren und Supinatoren, ferner die Interossei der Perissodactylen) oder sie werden garnicht mehr angelegt (Agenesie), während andere durch forcirte einseitige Verwendung allerdings oft mit Reduction der Zahl ihrer Sehnenzipfel (Finger- und Zehenstrecker und -Beuger) eine

bedeutende Ausbildung erfahren oder durch Verschmelzung mit benachbarten Muskeln oder Verschiebung ihrer Ansatz- und Endpuncte sich wesentlich in Form und Wirkung umgestalten (z. B. Deltoides, Cleidomastoideus, Extensor digiti quinti u. A.).

Durch die einseitige Verwendung der Brustgliedmasse als Stütze für den Vorderleib ist auch deren knöcherner Aufhängegürtel sehr wesentlich reducirt worden, während der Aufhängegürtel der Beckengliedmasse, der unter allen Verhältnissen die feste Verbindung der, jede Ortsbewegung einleitenden, hinteren Extremität mit dem Achsenskelet des Rumpfes zu übernehmen hat, sich als conservativer erweist und wohl entwickelt bleibt.

Es gilt als Gesetz, dass alle an den Extremitäten auftretenden Reductionen stets zuerst an der Beckengliedmasse sich einleiten und in bedeutenderer Weise ausgeprägt sind, als an der Brustgliedmasse.

Der Brustgürtel der Haussäugethiere ist beträchtlich reducirt und besteht nur aus dem Schulterblatt, zu dem sich noch Rudimente der beiden anderen, einen wohl ausgebildeten Schultergürtel der Säuger zusammensetzenden, Knochen, nämlich des Rabenschnabelbeins und des Schlüsselbeins gesellen können.

Das Schulterblatt ossificirt von vier Knochenkernen aus; der grösste Knochenkern wird zum eigentlichen Schulterblatt; ein Kern entsteht für die Grätenbeule; ein dritter bildet den vorderen Theil der Gelenkgrube und die Beule; ein vierter den beim Pferde und Wiederkäuer rudimentären (dem Schweine und den Raubthieren fehlenden) Rabenschnabelfortsatz.

Der an der Basis des Schulterblattes gelegene, beim Fleischfresser und Schweine nur in Gestalt eines Saumes oder Streifens, beim Wiederkäuer und Pferde aber sehr breite Schulterblattknorpel ist der unverknöcherte Rest der knorpeligen Schulterblattanlage.

Das Schulterblatt gehört zu den nach der Geburt am meisten wachsenden und an Länge besonders zunehmenden Knochen der Extremität.

Das Schlüsselbein ist noch am besten bei den Raubthieren, namentlich der Katze, entwickelt aber ebenfalls schon sehr reducirt. Es entsteht aus einem beim Hunde zwischen Cleidomastoideus und der Schlüsselbeinportion des Deltoides vorfindlichen Sehnenstreifen, dem »Schlüsselbeinstreifen«, und bildet sich zu einem höchstens 6—7 *mm* langen und breiten Knochenplättchen aus, das bei der Katze etwas über 1 *cm* lang werden kann und ∽förmig gekrümmt ist. Bei den Hufthieren kommt es nur zur Ausbildung eines sehnigen Schlüsselbeinstreifens aber zu keiner Verknorpelung oder Verknöcherung desselben mehr.

Der Beckengürtel besteht in seiner frühesten Anlage aus einem rechten und linken Hüftbeinknorpel. Beide sind ventral in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt und bilden in der Mitte ihrer lateralen Fläche die Gelenkpfanne. Jeder Hüftbeinknorpel zeigt einen verbreiterten, dorsal von der Pfanne befindlichen Theil zur Verbindung

mit dem Kreuzbein, die Knorpelgrundlage für das spätere Darmbein, und zwei ventralwärts in der Beckenfuge verbundene Knorpelspangen, welche das »verstopfte Loch« einschliessen, die Grundlage des Scham- und Sitzbeins.

Der Schambeinknorpel entsteht selbstständig, verschmilzt aber bald mit den anderen Knorpeln im Bereiche der Pfanne.

Das Darmbein entsteht von drei Verknöcherungspuncten aus; nämlich: aus einem für den Körper, einem für die Pfanne und einem für den vorderen Rand. Auch im Schambein treten drei Knochenkerne auf: einer für den Körper, einer in der Schambeinfuge, der dritte an der Pfanne. Dieser Knochenkern (beim Pferdeembryo von drei Monaten am deutlichsten) wurde auch schon als ein vierter Beckenknochen, als Os acetabuli, beschrieben. Das Sitzbein ossificirt von einem Knochenkern für den Körper, einem für den Sitzbeinhöcker, der beim Rind bis in die Sitzbeinfuge hineinreicht und als »Zwischensitzbeinknochen« beschrieben wurde, und einem dritten für die Pfanne. Die Epiphysen für die Pfanne von Darm- und Sitzbein sind schon bei der Geburt geschwunden. Die vordere Epiphyse des Darmbeines verschmilzt aber mit der Diaphyse erst mit etwa 4—5 Jahren, ebenso der Sitzbeinhöcker mit dem Sitzbein. Gesäss- und Schambein sind schon vor der Geburt verschmolzen oder verwachsen bald nach der Geburt untereinander, mit dem Darmbein aber (Pferd) erst im zweiten Jahre.

Der zwischen beiden Hüftknochen in der Jugend vorhandene dicke Fugenknorpel schwindet parallel der Verknöcherung der Scham-Sitzbeinfuge von vorne nach hinten.

Sämmtliche Knochen des Skelets der freien Gliedmasse werden zuerst als hyaline Knorpel vorgebildet, die der Form nach mit den späteren Knochen schon ziemlich übereinstimmen und von einer wohl entwickelten Knorpelhaut umscheidet sind.

Der Verknöcherungsprocess des knorpeligen Extremitätenskelets verläuft im Wesentlichen in ähnlicher Weise, wie an dem knorpeligen Achsenskelet auf dem Wege enchondraler und perichondraler Ossification.

Die kleinen Knochen der Hand- und Fusswurzel verknöchern durch enchondrale Ossification meist von einem, seltener von zwei Knochenpuncten aus. Von dem Knochenkerne aus wird allmählich fast der ganze Knorpel bis auf eine dünne, als Gelenkknorpel zurückbleibende Rindenschicht durch Knochen ersetzt.

Die Ossification der Hand- und Fusswurzelknochen tritt viel später ein als die Verknöcherung der Knorpelcylinder, aus denen die langen Röhrenknochen hervorgehen. Die Verknöcherung derselben leitet sich durch perichondrale Ossification ein, die in der Mitte des Knorpelcylinders in der Weise platzgreift, dass die Knorpelhaut sich in Beinhaut umwandelt und den Knorpel mit einer Knochenhülse umgiebt.

Das knorpelige Knochenmodell wächst zwar durch Wucherung seiner beiden knorpeligen Enden noch beträchtlich in die Länge, bleibt aber im Bereiche seines Mittelstücks im Wachsthum stehen. Durch

fortgesetzte Auflagerung weiterer Knochenlamellen seitens der Beinhaut wird hier die Knochenhülse unter Um- und Rückbildung des von ihr eingeschlossenen Knorpels immer dicker und dehnt sich zugleich peripher weiter und weiter gegen die Enden des Knorpels zu aus.

Die Knochenhülse wird zur Rindensubstanz. Dadurch, dass von ihr aus gefässhaltige Bindegewebszüge in den Knorpel einwachsen und seine Grundsubstanz auflösen, entstehen die Markräume, an deren Oberfläche durch Bildung von Knochengewebe auf den stehengebliebenen Knorpelbrücken sich die Spongiosa innerhalb der Rindensubstanz ausbildet. Diese Spongiosa wird aber allmählich von der Mitte des Knochens aus wieder resorbirt und durch weiches, blutreiches, aus Bindegewebszellen gebildetes Mark ersetzt. Damit hat die anfänglich solide Anlage des Röhrenknochens ihre Markhöhle erhalten.

Im Gegensatze zum Mittelstück oder zu der Diaphyse des Röhrenknochens ossificiren dessen beide knorpelige Endstücke oder Epiphysen beträchtlich später als die Diaphysen durch enchondrale Verknöcherung von je einem Knochenkerne aus.

Unter beständiger Grössenzunahme der knöchernen Diaphysenscheide und der Epiphysenkerne, welche die Epiphysenknorpel bis auf die dünne, als Gelenkknorpel bestehenbleibende Knorpelrinde in Knochen überführen, wird die ganze Anlage des Röhrenknochens — eine dünne, zwischen Diaphyse und Epiphysen gelegene Knorpelscheibe ausgenommen — in Knochen umgewandelt. Diese Knorpelplatte ist wichtig für das Längenwachsthum des Knochens, indem sie durch lebhafte Wucherung ihrer Zellen das durch Verknöcherung an ihren beiden Flächen zur Verlängerung des Knochens verwendete Knorpelgewebe immer wieder ersetzt. Die knöcherne Diaphyse und die beiden verknöcherten Epiphysen vergrössern sich demnach auf Kosten dieses Knorpelrests, mit dessen Verschwinden das Längenwachsthum des Röhrenknochens endgiltig abgeschlossen und Diaphyse und Epiphysen zu einem einheitlichen Knochen vereinigt werden, während sie am jungen Knochen leicht durch Maceration trennbar sind.

Zu diesen drei typischen Ossificationsstellen sämmtlicher Röhrenknochen (Oberarm- und Oberschenkelknochen; Knochen des Vorarmes und Unterschenkels, der Mittelhand und des Mittelfusses; der Finger- und Zehenglieder) kann sich nach der Geburt namentlich am Oberarm- und Oberschenkelknochen noch eine, je nach der Thierordnung und Familie schwankende Anzahl von Nebenknochenkernen für gewisse Fortsätze und Höcker gesellen, die erst sehr spät mit dem Hauptknochen verschmelzen. Deren grösste Zahl zeigt der Oberarmknochen des Pferdes (Kern für den lateralen Muskelhöcker sammt zugehörigem Rollfortsatz; dann für den als »Umdreher« bezeichneten, zum Ansatz der Scapularportion des Deltoides verwendeten grossen Deltoideshöcker und ferner für den Epicondylus internus). Auch am Oberschenkelknochen findet man Nebenknochenkerne für den grossen und mittleren Trochanter und einen nicht constant auftretenden für

die Spitze des kleinen Trochanter (Pferd). An der Tibia findet sich ein Nebenknochenkern für das proximale Ende des Kammes derselben.

Der Oberarmknochen ist beim neugebornen Fohlen im Verhältnisse zur Mittelhand auffallend im Wachsthum zurückgeblieben und kurz.

Bei allen Haussäugethierembryonen legen sich die Ulna und der Radius als selbständige gesonderte Knorpelstücke an, werden aber nur bei den Fleischfressern und Schweinen in wohlentwickelte und selbständig bleibende Knochen übergeführt, die entweder durch Gelenke beweglich zur Ausführung von Pronation und Supination mit einander verbunden (Fleischfresser) oder durch Bandmasse unbeweglich mit einander verheftet sind (Schweine). Die Innigkeit der Verbindung steigert sich bei den Wiederkäuern und Pferden der Art, dass beide Knochen unter mehr oder minder beträchtlicher Reduction des distalen Theils der Ulna-diaphyse innig mit einander verwachsen, eine einheitliche proximale Gelenkfläche und eine distale, in zwei Abtheilungen zerfallende Gelenkwalze bilden. Die Ulna wird dann lediglich zum Streck-, der Radius zum Beuge- und eigentlichen Stützknochen umgewandelt.

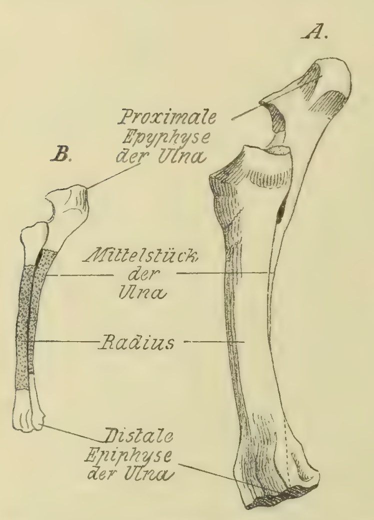


Fig. 155. *A* Radius und Ulna des erwachsenen Pferdes. *B* Radius und Ulna eines Pferdeembryos von 9,5 *cm* Scheitelsteisslänge. Vergrösserung $^2/_1$.

Von den Wiederkäuern besitzt das Rind noch eine völlig ausgebildete knöcherne Ulna, deren distale Epiphyse aber mit dem Radius synostosirt. Die Ellenbogenspalte ist noch weit. Bei Schaf und Ziege reducirt sich die Ulna noch etwas weiter und verwächst im Alter mit dem Radius in grösserer Ausdehnung.

Bei ben Equiden erreicht die Reduction der Ulna ihren Höhepunct. Embryonal ist dieselbe jedoch als ein fast den Umfang des Radius erreichender Knorpel angelegt (Fig. 155 *A* u. *B*) und von letzterem durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt. Allmählich nähert sie sich demselben bis zur Berührung der beiderseitigen Perichondrien, verkümmert noch vor der vollständigen Verknöcherung im distalen Theile ihrer Diaphyse zu einem sehr feinen bindegewebigen Strang und ist zur Zeit der Verknöcherung des proximalen Theils der Diaphyse schon in ziemlicher Ausdehnung unterbrochen. Ihre distale, beträchtlich verdickte Epiphyse ist dann noch nicht mit dem correspondirenden Theile des Radius verschmolzen, synostosirt aber noch im ersten Jahre mit ihm zur Bildung einer gemeinsamen Gelenkfläche. Die proximale Epiphyse entwickelt sich zum grossen als Streckknochen des Vorarms verwendeten Olecranon. Das dreiseitige Mittelstück läuft in eine feine distale Spitze aus, die in

seltenen Fällen noch am erwachsenen Thiere mit der distalen Epiphyse durch einen Bindegewebsstrang zusammenhängen kann. Die enge Ellenbogenspalte ist auf das Gebiet des Radiushalses reducirt. Beide Knochen anfänglich nur durch Syndesmose verbunden, können im Alter völlig mit einander synostosiren.

Handskelet.

Bezüglich der Handwurzelknochen folge ich der Gegenbaur'schen Nomenclatur.

Die Knochen der Antibrachialreihe (Radiale, Intermedium, Ulnare sowie das Flexorium) sind mit Ausnahme der Fleischfresser stets in voller Zahl knorpelig und selbständig vorgebildet. Beim Fleischfresser dagegen ist das Radiale mit dem Intermedium verschmolzen, und beide ossificiren von einem gemeinsamen Knochenkerne aus zu einem Knochen.

Die Knochen der Carpalreihe sind bekanntlich Stützknochen für die Finger respective deren Mittelhandknochen. Alle unsere Haussäugethiere stammen, wie wir sahen, von fünffingrigen Vorfahren ab, aber nur die Fleischfresser besitzen noch heute fünf Finger und Mittelhandknochen. Es liegt nahe, dass eine Reduction der Finger und ihrer Stützknochen auch die Carpalien beeinflussen wird, indem solche nach Rückbildung des zugehörigen Fingers entweder gar nicht mehr, auch nicht knorpelig angelegt werden (Agenesie) oder mit einem benachbarten Carpale verschmelzen (Coalescenz). Uebrigens besitzen alle heutigen Säugethiere nur vier Carpalia für fünf Finger, da Carpale IV mit Carpale V zu einem Knochen verschmolzen sind, dem Carpale IV+V. Das zwischen Antibrachial- und Carpalreihe eingefügte Centrale legt sich zwar noch in vielen Fällen als selbständiger Knorpel an, verschmilzt aber später mit Nachbarknochen, so bei Hund und Katze mit dem Radio-Intermedium oder es wird gar nicht mehr angelegt, wie bei den Hufthieren.

Von den Mittelhandknochen erweist sich Mc. I beim Hunde schon in Rückbildung begriffen und als das schwächste. An den Fingern soll die distale Hälfte von Mc. I der Grundphalange der übrigen Finger gleichwerthig sein; der Vorgang einer Verschmelzung hat aber bis jetzt weder im knorpeligen noch im verknöchernden Handskelet nachgewiesen werden können.

Beim Schweine legt sich ausser dem zu dem 2.—5. Mittelhandknochen gehörigen Carpale II bis IV+V, wie es scheint, regelmässig noch ein knorpeliges Carpale I an, zu welchem sich auch noch ein vorübergehend vorhandenes knorpeliges Metacarpale I gesellen soll. Weitere Spuren einer Daumenanlage sind bislang nicht beobachtet worden (Agenesie). Das knorpelige Metacarpale I schwindet wieder, ohne zu verknöchern. Carpale I dagegen verknöchert und erhält sich in weitaus der Mehrzahl der Fälle auch beim erwachsenen Individuum stets beiderseitig.

Eine Vermehrung der Finger auf 5—6 (Hyperdactylie) ist ein in manchen Schweinefamilien erbliches Vorkommniss. Von Interesse sind namentlich die fünffingerigen

Schweine, da sich in solchen Fällen die Frage nach einem atavistischen Wiedererscheinen des Daumens aufwirft. In allen diesen Fällen handelt es sich aber nicht um ein Wiederauftreten des zweigliedrigen Daumens, sondern um Verdoppelung des zweiten Fingers. Denn erstens ist der überzählige Finger stets dreigliederig und zweitens kann man, wie ich das an einer ganzen Serie von einschlägigen Präparaten controlirte, von der Spaltung des Hufgliedes an bis zur Verdoppelung des ganzen zweiten Fingers sammt Metacarpale, alle Stadien auffinden.

Bei den Wiederkäuern besteht die Carpalreihe nur aus zwei Knochen; die ursprünglich getrennten Knochenkerne des Carpale II und III synostosiren nämlich zu einem Knochen (Coalescenz). Carpale I legt sich nicht einmal mehr knorpelig an. Ebenso fehlt Metacarpale I auch als Knorpel. Metacarpale II bis V legen sich zwar als isolirte und anfänglich distalwärts divergirende Knorpelstäbe an, Metacarpale III und IV verschmelzen aber, nachdem sie sich schon beim Embryo enge aneinander gelegt haben, nach der Geburt zu einem einheitlichen Knochen, an dem nur die vordere und hintere Längsfurche auf die paarige Anlage zurückweisen. Mc II erhält sich mitunter beim Schafe, schwindet aber bei der Ziege regelmässig. Mc V bildet einen rudimentären Knochensplitter (Griffelbein). Beim erwachsenen Thiere lässt sich der distale Theil der reducirten Metacarpalien in Gestalt von dünnen, sehnigen, zu den Afterklauen verlaufenden Strängen nachweisen.

Die Phalangen des 2. und 5. Fingers legen sich knorpelig an und werden bei den Rindern noch zu kleinen rudimentären Knöchelchen, bei Schaf und Ziege dagegen völlig rückgebildet.

Beim Pferde findet man in etwa der Hälfte der Fälle ein aus selbständiger Knorpelanlage hervorgegangenes, stets beiderseitig vorhandenes, etwa erbsengrosses knöchernes Carpale I im medialen Seitenbande des Carpus. Es scheint sich in allen oder doch den meisten Fällen knorpelig vorzubilden, vielfach aber vor der Ossification wieder zu schwinden. Vom zugehörigen Mc I und dem Daumen wird kein Theil mehr angelegt, ebensowenig von Mc V und dessen zugehörigen Fingergliedern. Die Rückbildung des 2. und 4. Fingers setzt beim Pferde am distalen Ende ein und greift proximal weiter. Mc II und Mc IV legen sich als beträchtliche Knorpelstäbe an und erinnern durch ihre anfänglich cylindrische Form, sowie durch ihr Ausmass, das annähernd die Länge von Mc III erreicht, dem sie auch an Dicke nicht viel nachstehen, und ihre distalwärts zunehmende Divergenz an das fertige Handskelet gewisser fossiler Vorfahren des jetzigen Pferdes. Mc II reicht weiter herab als Mc IV und liegt zugleich Mc III näher. Erst allmählich übertrifft Mc III an Länge und Dicke seine in der Entwicklung zurückbleibenden Nachbarn; den an seinem distalen Gelenkende beim jetzt lebenden Pferde wohl entwickelten, zuerst beim Anchitherium und nur an der hinteren Hälfte des Metacarpus III auftretenden Kamm, finde ich beim 10 *cm* langen Embryo schon sehr gut entwickelt. Ein in seltenen Fällen am lateralen Rande des Carpus mehr nach rückwärts an der Mittelfussreihe

gelegener kleiner erbsenförmiger Knochen wird als verkümmertes Mc V gedeutet, wie ein solches noch beim Hipparion vorkommt. Ueber seine Anlage beim Embryo ist nichts bekannt. Die distalen Epiphysen der Griffelbeine bleiben lange Zeit knorpelig. Die anfänglich lockere Verbindung der Griffelbeine mit dem Mc III durch Syndesmose wird immer straffer und schliesslich bei alten Pferden durch Synostose eine absolut immobile.

Von den Fingern bildet sich nur der dritte in einem dem zugehörigen Metacarpus entsprechenden Verhältnisse aus. Knorpelanlagen eines zweiten und vierten Fingers sind bei den wenigen darauf untersuchten Pferdeembryonen bis jetzt noch nicht gefunden worden. Ihr zeitweiliges Vorhandensein ist aber keineswegs unmöglich, da von Zeit zu Zeit Pferde geboren werden, deren Griffelbeine wirkliche Afterhufe tragen; ebenso sind mitunter Fingerrudimente oder ausgebildete Finger, am medialen Griffelbeine beobachtet worden. Von diesen zweifellos atavistischen Fällen, deren erstere als Rückschlag zum Hipparion zu deuten sind, müssen die Missbildungen, bei denen es sich um vollständige oder unvollständige Verdoppelung des dritten Fingers und des zugehörigen Metacarpus handelt wohl unterschieden werden. Von den Phalangen des dritten Fingers verwachsen an der Grundphalange (Fesselbein) die distale Epiphyse und der Körper schon vor der Geburt, an der zweiten Phalange (Kronbein) ist zur Zeit der Geburt die untere Knorpelscheibe zwischen Epi- und Diaphyse noch allein vorhanden. Die proximale Diaphyse und das Gelenkstück des Hufglieds (Hufbein) verschmelzen schon vor der Geburt mit einander.

Die Knochen des Unterschenkels sind bei allen unseren Haussäugethieren als selbständige Knorpelstücke angelegt, doch unterliegt die Fibula in ähnlicher Weise wie die Ulna am Vorarm einer wechselnden Reduction und verknöchert nur bei den Fleischfressern und Schweinen in voller Ausdehnung.

Beim Wiederkäuer und Pferde weist die Knorpelanlage der Fibula durch ihre dem Umfange der Tibia wenig nachstehende Dicke und starke distale Divergenz auf primitive, bei den fossilen Vorfahren beider Familien ausgesprochene Verhältnisse hin, reducirt sich dann aber beträchtlich, rückt der Tibia näher und bildet sich beim Wiederkäuer, unter Umwandlung ihres Mittelstücks, in einen bindegewebigen Strang und nur in ihrem proximalen und distalen Theile in Knochen um.

Ersterer verschmilzt mit dem lateralen Knorren der Tibia, letzterer erhält sich zeitlebens als selbstständiger, dem unteren Ende der Tibia und einem Theil der Fusswurzelknochen aufsitzendes »kronenförmiges Bein« oder Os malleolare. Beim Pferde wird die proximale Epiphyse mit der Tibia durch Bandmasse verbunden, der Körper gelangt zu etwas besserer Entwicklung und die distale Diaphyse verwächst schon im ersten Jahre mit der Tibia und bildet deren lateralen Knorren (Fig. 156 *A* u. *B*).

Die Kniescheibe entsteht aus einem Knochenkern.

Das Skelet des Fusses verhält sich nach Anlage und Ausbildung seiner Knochen für die betreffenden Thiere im Wesentlichen wie das Skelet der Hand, doch spricht sich theilweise durch Verschmelzung gewisser Fusswurzelknochen die Tendenz nach grösserer Festigkeit des Tarsus in entschiedener Weise aus; auch können am Fusse Reductionen, die an der Hand noch gar nicht oder nur spurweise nachweisbar sind, in beträchtlicherem Grade auftreten.

Der Tarsus der Fleischfresser besteht aus den nach Zahl und Anordnung typischen Knochen, die alle von einem Puncte aus ossificiren, nur der Fersenbeinhöcker besitzt einen besonderen Knochenkern. Der Metatarsus dagegen weist durch sein knorpelig wohl angelegtes, später aber sich reducirendes Metatarsale I für die verkümmerte oder schon

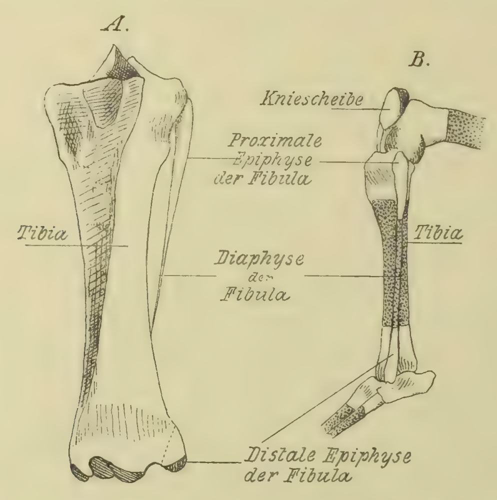


Fig. 156. *A* Tibia und Fibula vom erwachsenen Pferde von vorne gesehen, stark verkleinert. *B* Tibia und Fibula von einem 9,5 *cm* langen Pferdeembryo von der lateralen Seite gesehen. Vergrösserung $^2/_1$.

vielfach fehlende erste Zehe auf eine im Fortschritt begriffene Reduction hin. Wenn das Metatarsale I bis auf einen kleinen Knochensplitter reducirt ist, verschmilzt es meist mit dem Tarsale I.

Von den Zehen fehlt die erste vielfach gänzlich oder sie hängt nur durch die ganz oder theilweise in Bandmasse umgewandelte zweite Phalange mit dem Metatarsale I zusammen. Doch scheint die Zehe in solchen Fällen stets in allen ihren Theilen knorpelig angelegt zu werden. Eine doppelte mehr oder weniger rudimentäre erste Zehe ist bei Dachs- und Jagdhunden, sowie beim Newfoundländer nicht selten.

Beim Schweine entsteht Tarsale IV + V aus zwei getrennten Knochenkernen und erinnert damit an sein Hervorgehen aus zwei bei niederen Wirbelthieren getrennt bleibenden Knochen.

Centrale und Tarsale IV + V verschmelzen in ihrer hinteren Circumferenz und weisen damit auf Verhältnisse hin, die beim Wiederkäuer

noch weitere Ausbildung erfahren. Trotz fehlender erster Zehe, die sich nicht einmal mehr knorpelig anlegt, sind Tarsale I—III vorhanden. Das mediale Sesambeinchen darf nicht als Rudiment der 1. Zehe gedeutet werden.

Die Metarsalien und Zehen entsprechen nach Anlage und Entwicklung im Wesentlichen den gleichwerthigen Theilen der Hand der respectiven Ordnungen und Familien.

Bei den Wiederkäuern verschmelzen die getrennt auftretenden Knochenkerne des Centrale und Tarsale IV + V schon vor der Geburt völlig miteinander, desgleichen das Knorpeltarsale II mit Knorpeltarsale III.

Metatarsale I und die erste Zehe legen sich überhaupt nicht mehr an. Metatarsale II und V gelangen vorübergehend als stark divergente Knorpel zur Anlage, verschmelzen aber bald mit ihren proximalen Theilen mit Metatarsale III und IV und schwinden in ihrer ganzen Länge bis auf dünne, streckenweise sich erhaltende Bindegewebszüge.

Beim Pferde verschmelzen Tarsale I und II schon vor der Geburt, doch können die selbstständig angelegten Knorpel auch isolirt verknöchern und beide Knochen dann zeitlebens getrennt bleiben.

Metatarsale I und V werden wie die zugehörigen Zehen nicht mehr angelegt.

Die übrigen Theile des Fusses, die Zehen sämmtlicher Hufthiere verhalten sich wie die gleichwerthigen Theile der Hand, wie die Finger.

Sehr auffallend sind im Vergleich zu dem plumpen Körper die tapirartig kurzen und schwachen Extremitäten junger Pferdeembryonen auch im Vergleich zu den excessiv lang erscheinenden Extremitäten frisch geborener Fohlen, bei denen bekanntlich das Metacarpale III und Metatarsale III schon nahezu die volle Länge der ausgewachsenen Knochen besitzen. Die »Kastanien« entsprechen rudimentären Afterhufen für den 1. Finger resp. die 1. Zehe. Da beide schon beim Orohippus fehlen, erscheint die Zähigkeit, mit der die Haut diese Bildungen durch Jahrtausende hindurch wiederholt, höchst merkwürdig.

Der »Sporn« entspricht den verwachsenen Afterhufen, der zu den Griffelbeinen gehörigen, ebenfalls längst rückgebildeten Zehen. Bei den dreizehigen Rückschlagsformen zum Hipparion tragen die Afterzehen deutliche Hüfchen, und der Sporn fehlt dann.

Die sämmtlichen grösseren Sesambeine der Hand und des Fusses (Sesambeine der Hufthiere) entstehen aus einfachen Knochenkernen. Die kleinen Sesambeine an der Hand und am Fuss der Raubthiere treten erst nach der Geburt auf.

Die vergleichende Anatomie zeigt, dass die vom Skelete der höheren Wirbelthiere durchlaufenen Stadien eines häutigen und knorpeligen Skelets sich bei niederen Wirbelthierclassen als definitive Zustände vielfach erhalten. So besitzt beispielsweise das Lanzetfischchen (Amphioxus lanceolatus) nur ein häutiges Achsenskelet; gewisse Fische (Knorpelfische) begnügen sich zeitlebens mit einem Knorpelskelet, während andere (die Knochenfische) und ebenso die höheren Wirbelthiere ein mehr oder weniger vollkommenes Knochenskelet ausbilden.

3. Entwicklung der Gelenke.

Die im Bindegewebe durch histologische Differenzirung sich anlegenden Theile des Knorpelskelets bleiben durch Bindegewebsreste, welche meist eine derbere und faserige Structur aufweisen und sich so zu besonderen Bändern umwandeln, miteinander in Verbindung.

Während sich diese einfache Art der Syndesmose oder Fuge an Regionen mit beschränkter Beweglichkeit, z. B. zwischen den Wirbelkörpern in Gestalt der Zwischenwirbelscheiben zeitlebens erhalten kann, leitet sich an anderen, mit freierer Beweglichkeit begabten Gebieten des Skelets eine complicirtere Art der Gelenkverbindung ein.

Das zellenreiche, an Stelle der späteren Gelenkhöhle zwischen den knorpeligen Skelettheilen gelegene Gewebe, wird durch die auf seine Kosten wachsenden Knorpelenden von der Peripherie her vermindert, schwindet schliesslich, und die Knorpelenden berühren sich dann gegenseitig. Gleichzeitig haben sich noch, ehe eine Gelenkhöhle entstanden ist, die typischen Formen der Gelenkenden mehr oder weniger ausgebildet.

Da zu dieser Zeit die Muskeln noch nicht functionsfähig sind, können sie auch nicht durch ihre Contractionen die Gelenkenden durch gegenseitiges Abschleifen und gegenseitige Anpassung in Folge der durch die Muskelcontractionen gegebenen Verschiebung während des Embryonalzustandes auf mechanische Weise bilden, wie irrigerweise angenommen wurde.

Die für jedes Gelenk eigenthümliche Gestaltung der Gelenkenden im Embryo ist vielmehr eine ererbte.

Dass die Muskelthätigkeit in späteren Stadien der Entwicklung und nach der Geburt, die Form und Ausbildung der Gelenkenden noch beeinflussen kann, soll nicht geläugnet werden.

Nach Schwund des die knorpeligen Gelenkenden trennenden Zwischengewebes tritt zwischen letzteren eine schmale Spalte, die erste Anlage der Gelenkhöhle auf. Sie trennt die auch nach der Verknöcherung noch durch einen dünnen unverbrauchten Knorpelrest überzogenen Gelenkenden, und wird nach aussen durch die von einem Skelettheil zum anderen verlaufenden Bindegewebszüge umschlossen, die sich ins Periost der respectiven Skelettheile fortsetzen. Dieses Bindegewebe scheidet sich in eine äussere derbe fibröse Lage, das Kapselband, und eine innere, der Gelenkhöhle zugewendete, gefässreichere und weichere Lage, die Synovialhaut, welche die Bildung der Gelenkschmiere übernimmt. Fortsätze derselben, die Synovialzotten oder -falten sind Reste des unverbrauchten, zwischen den Gelenkenden gelegenen Zwischengewebes. Die Hilfs- oder Verstärkungsbänder sind verdickte oder selbstständig gewordene Faserbündel der Gelenkkapsel.

Zwischen incongruenten Gelenkenden können sich beträchtliche Ueberbleibsel des zellenreichen Zwischengewebes erhalten, sich in ein derbes Fasergewebe umwandeln und als Faserknorpel oder Zwischen-

gelenksknorpel sich zwischen den Gelenkenden einschalten. Entweder theilen sie dann die Gelenkspalte, wie eine Scheidewand, in zwei Unterabtheilungen, oder, falls sich die Gelenkenden streckenweise berühren und nur theilweise durch Zwischengewebe getrennt sind, schieben sie sich dann keilartig von der Gelenkkapsel aus in die Gelenkhöhle vor und trennen so dieselbe in mit der eigentlichen Höhle communicirende Unterabtheilungen (halbmondförmige Knorpel des Kniegelenkes).

Dort wo im Bindegewebe entstandene Belegknochen miteinander in Verbindung treten (Kiefergelenk), besteht die dünne, einen Theil des Gelenkfortsatzes des Unterkiefers und die Gelenkgrube der Schläfenschuppe überziehende, unverknöcherte Gewebsschichte, welche gewöhnlich als Knorpel beschrieben wird, selbstverständlich aus Bindegewebe.

XIV. Kapitel: Entwicklung des Muskelsystems.

1. Glatte, vegetative Musculatur.

Die glatten Muskelfasern entwickeln sich aus dem Mesenchym durch spindelförmiges Längenwachsthum gewisser Mesenchymzellen, können aber nach Meinung mancher Autoren auch aus Entoblastzellen (glatte Musculatur der Lungen und der primitiven Bronchien?) und aus Ectoblastzellen (eigene Musculatur der Knäueldrüsen der Haut) hervorgehen. Die Bildungszellen für glatte Musculatur sind niemals zu besonderen Primitivorganen gruppirt, sondern liegen zwischen anderen Zellen eingestreut. Ausser Spindelzellen findet man mitunter auch Zellen mit gabelig getheilten Enden. Alle glatten Muskelzellen sind einkernig. Nur ausnahmsweise findet man an der Oberfläche ihres Protoplasmas Andeutungen einer Quer- oder Längsstreifung. Das glatte Muskelgewebe findet in Form von Muskelhäuten oder Bündeln oder ins Bindegewebe eingestreuten Zügen eine ausgiebige Verwendung am ganzen Darmrohr und seinen Anhängen, am Gefässsystem, am Harngeschlechtsapparat, in der Milz, im Auge, in der Lederhaut, in Drüsenausführungsgängen und als subseröse Muskelbündel.

Eine besondere Modification des glatten Muskelgewebes bilden die ebenfalls stets einkernigen Muskelzellen des Herzens. Aus spindeligen Elementen hervorgegangen, gabeln sie sich an ihren Enden und besitzen eine kurze und gedrungene Gestalt mit ziemlich deutlicher Querstreifung. Diese Muskelzellen ordnen sich zu Faserzügen von netzförmiger Anordnung.

Mit dem glatten Muskelgewebe treten Nerven in Verbindung, und sprärliche Blutgefässe sprossen in dasselbe hinein.

2. Quergestreifte, animale Musculatur.

Die animale Musculatur des Rumpfes entsteht aus bestimmten Primitivorganen in metamer symmetrischer Anordnung, den Muskelplatten. Es wurde gezeigt (S. 58), dass sie aus den Ursegmenten

hervorgehen und dass sich das Dach der Ursegmente in die Hautplatte des Rückens und die Muskelplatten scheidet (Figg. 45 u. 46).

Die Muskelplatten vergrössern sich, breiten sich dorsal über das Medullarrohr aus und bilden den Mutterboden für die Rückenmuskeln einschliesslich die dorsale Musculatur des Schweifs, ausgenommen jedoch den Latissimus dorsi, den Trapezius, die Rhomboidei und die Levatores costarum.

Ventral wachsen die Muskelplatten in die Körperseitenplatten ein und erzeugen die ventrale Musculatur des Halses, der Brust, des Bauches und der ventralen Seite der Schwanzwirbelsäule. Hierher gehören alle oberflächlichen Halsmuskeln, mit Ausnahme des Hautmuskelschlauchs; die Scaleni, die Serrati postici, Intercostales, Triangularis sterni, Infracostales und endlich die Bauchmuskeln mit dem Quadratus lumborum.

Die Muskelplatten bestehen anfänglich nur aus längsverlaufenden Faserbündeln spindeliger Zellen; senkrechte bindegewebige Scheidewände, die Septa intermuscularia, trennen die einzelnen Muskelsegmente von einander und gewähren gleichzeitig deren Fasern Ansatz. So entsteht die längs des ganzen Körpers vorhandene segmentale Seitenrumpfmusculatur, welche in der dorsalen und ventralen Medianlinie getrennt und noch ohne Zusammenhang mit dem um diese Zeit nur in seiner ersten bindegewebigen Anlage vorhandenen Skelet ist. Die weitere Ausbildung des Skelets, das mit seinen zahlreichen Fortsätzen den Muskelbündeln complicirtere Ansätze bietet, bildet je nach der grösseren oder geringeren Beweglichkeit seiner einzelnen Regionen einen wichtigen Anstoss zu weiterer Gliederung der Musculatur in einzelne Gruppen und Individuen oder veranlasst bei späterer Immobilisirung gewisser Strecken durch Synostose (Lendenregion und Vorarmknochen der Equiden, Kreuzbein) die Rückbildung bereits angelegter Muskeln und deren bindegewebige Umwandlung. Muskel und Skelet beeinflussen sich also wechselseitig in ihrer Ausbildung.

Auch am Kopfe ist die dorsale Musculatur von der dem Visceralskelet angehörigen zu unterscheiden.

Bei Wiederkäuerembryonen findet man allein in der späteren Hinterhauptsgegend vier Paar Muskelplatten, deren Umbildung in Musculatur aber noch ebenso, wie die Entstehung der visceralen Musculatur des Kopfes (Kaumuskeln, Zungenmuskeln, gewisse Muskeln des Zungenbeins, innere Ohrmuskeln, Augenmuskeln) bei den Säugethieren weiterer Untersuchung bedarf.

Ebenso ist die Art und Weise der Bildung des Hautmuskelschlauches (Gesichts-, Hals-, Brust-, Bauchhautmuskels) und der von ihm abstammenden Musculatur des äusseren Ohres, der Lider, der Nasenlöcher und der Mundspalte embryologisch nur unzureichend untersucht, und auch die Art und Weise der Entstehung gewisser Muskeln des Schlundes, der Speiseröhre, des Kehlkopfes, des Mastdarmes und Harngeschlechtsapparates noch ziemlich unklar.

In die erst nach Anlage des Rumpfes hervorsprossenden Extre-

mitäten wachsen, wie man von niederen Thieren sicher weiss, wahrscheinlich auch bei den Säugethieren, von der ventralen Musculatur des Stammes aus Muskelknospen ein, aus denen sich ein Theil der Gliedmassenmusculatur bildet; ein anderer Theil derselben entsteht in der Extremitätenanlage selbst. Die Extremitätenmusculatur kann namentlich am Aufhängegürtel der Brustgliedmasse, unter Verdrängung der Rumpfmusculatur weit auf den Rumpf übergreifen (Latissimus dorsi, rhomboidei, levator scapulae), deren Zugehörigkeit zur Extremitätenmusculatur jedoch durch die Innervation durch ventrale Aeste der Spinalnerven einwandslos sichergestellt wird.

Die bei der Weiterbildung der einzelnen Muskelgruppen eintretenden Veränderungen in der Lage und Insertion, sowie die bindegewebige Rückbildung functionslos gewordener, aber embryonal angelegter Muskeln (Interossei der Hufthiere, namentlich der Equiden, Pronator teres derselben etc.) können hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Ueber die Entwicklung des Zwerchfells siehe S. 159 u. 161.

Die histologischen Vorgänge bei der Entwicklung der animalen Muskelfasern lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass die die Muskelplatten aufbauenden Spindelzellen unter wiederholter, nicht von einer Theilung des Zellenleibs gefolgter Kerntheilung beträchtlich in die Länge wachsen, sich unter Ausscheidung des Sarcolemmas und Differenzirung ihres Protoplasmas in fibrilläre, quergestreifte, contractile Substanz und kleine, die oberflächlichen Kerne umgebende Protoplasmareste zu Muskelfasern umbilden.

Jede Muskelfaser entspricht demnach einer vielkernigen Riesenzelle. Seine bindegewebigen Hilfsorgane: Perimysium internum und externum, Sehnen, Aponeurosen etc. erhält der Muskel theils von dem ihn umgebenden Bindegewebe, theils schafft er sich solche erst durch Druck- und Zugwirkungen auf die mit ihm verbundenen Bindegewebsmassen. Blutgefässe wachsen erst relativ spät in den Muskel ein. Jede Muskelfaser steht nachträglich mit mindestens einem in einer Endplatte endenden motorischen Nerven und ausserdem mit sensiblen Fasern in Verbindung.

XV. Kapitel: Entwicklung des Harngeschlechtssystems.

Die Organe des Harngeschlechtsapparates stehen nicht nur am geborenen Individuum durch die Verbindung ihrer Ausführungsgänge in engster anatomischer Beziehung, sondern entstehen auch aus gemeinsamen Primitivorganen, den paarigen Urnieren, über deren erste Anlage und Ausbildung das auf Seite 63 Gesagte nachzusehen ist.

1. Harnapparat.

Auf der Höhe ihrer Ausbildung sind die Urnieren zusammengesetzte schlauchförmige Drüsen von keulenförmiger Gestalt und liegen als die grössten in der Bauchhöhle befindlichen Organe rechts und links vom Darme (Fig. 157). In die blinden, bläschenförmigen Enden

der sie zusammensetzenden gewundenen Canälchen sind Gefässknäuel eingestülpt und bilden mit der sie überkleidenden Canalwand die Malpighischen Körperchen der Urniere. Die Urnierencanälchen münden in den ventral und etwas lateral von der Drüse verlaufenden Urnierengang und dieser wieder beiderseits in die Cloake.

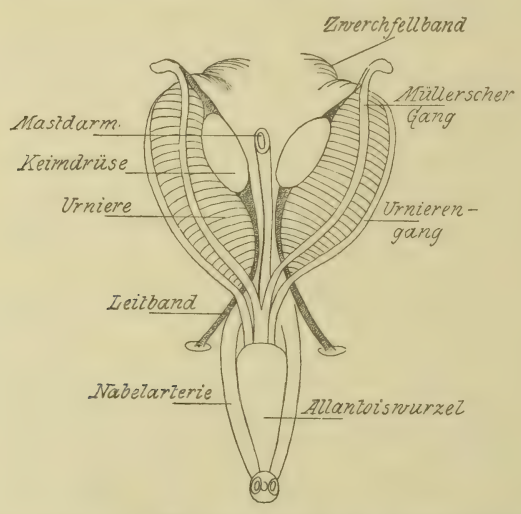


Fig. 157. Schema der indifferenten Anlage des Harngeschlechtsapparates.

Nachdem nämlich die Allantois als Ausstülpung des Hinterdarms über die hintere Darmpforte herausgewachsen ist, wird dieselbe (siehe Fig. 57) durch den auf der Bauchseite des Embryo in cranialer Richtung sich vorschiebenden Rand der hinteren Darmpforte U-förmig von dem mit ihr communicirenden Hinterdarm abgebogen (siehe Fig. 73*B*)

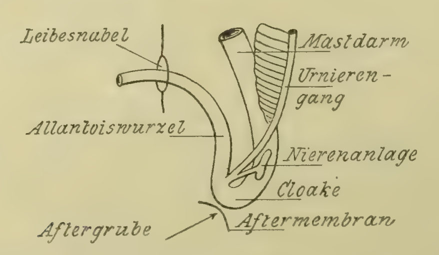


Fig. 158. Schema der Entstehung der Niere und der Cloakenöffnung.

und schliesslich durch den Verschluss des Leibesnabels in die ausserhalb der Bauchhöhle gelegene, von den Nabelgefässen umsponnene Allantois und den röhrenförmigen, innerhalb der Bauchhöhle mit dem Hinterdarme zusammenhängenden Allantoisstiel oder die Allantoiswurzel geschieden. Beide Theile hängen jedoch bis zur Geburt mit einander zusammen (Fig. 158).

Die Urnierengänge münden über der Uebergangsstelle der Allantoiswurzel in die Cloake. Diese ist nach aussen unter der Schweifwurzel anfänglich noch durch die Aftermembran verschlossen. Nach deren Durchbruch entsteht eine gemeinsame Mündung für die, wie wir noch sehen werden, aus der Allantoiswurzel hervorgegangene Harnblase und den Hinterdarm: die Cloakenöffnung (siehe Fig. 159). Diese wird später in einen ventralen Theil, der die Mündung der Geschlechtsgänge und der Harnblase aufnimmt, in den Sinus urogenitalis und in einen dorsalen Theil, die Afteröffnung, geschieden.

Die Urniere beginnt nun bald nach Anlage der bleibenden Niere

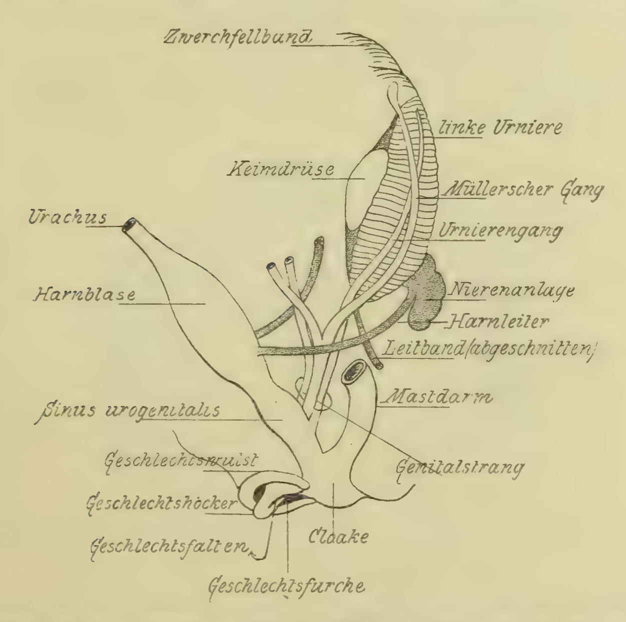


Fig. 159. Schema der Sonderung der indifferenten Anlage des Harngeschlechtsapparates und der Entstehung der Harnblase, sowie des Sinus urogenitalis.

sich parallel deren weiterer Ausbildung bis auf Reste, welche zu den Keimdrüsen in Beziehung treten, rückzubilden.

Die Entwicklung der bleibenden Niere bietet noch manche strittige Puncte.

Dass der Harnleiter, das Nierenbecken, die Kelche und die Marksubstanz mit den Ductus papillares und den Sammelröhren, also der ganze ausleitende Theil, aus einer Ausstülpung des Urnierenganges, genannt Nierengang, entstehen, ist sicher. Dieser Theil der Niere ist also, da der für die Bildung des Nierenganges in Betracht kommende, sich in die Cloake einsenkende Endabschnitt des Urnierenganges aus dem Hornblatt entsteht, ectoblastischer Herkunft.

Die Rindensubstanz der Niere mit den gwundenen Harncanälchen, Bowmann'schen Kapseln und Henle'schen Schleifen, also

der secretorische Theil, entsteht aus einem den Nierengang umhüllenden, anfangs indifferenten Gewebe, dem Nierenblastem, welches nach den Einen ein Abkömmling des den Nierengang bildenden Epithels ist; dann wäre die Entstehung der Niere eine einheitliche; nach Anderen aber als Mesoblasthülle des Nierengangs gedeutet wird, dann entstünde die Niere wie die Urniere durch den secundären Zusammentritt einer ectoblastischen und mesoblastischen Anlage (siehe Fig. 160).

Der Nierengang, eine bei Schafembryonen von 8 *mm* Länge kopfwärts zwischen der dorsalen Bauchwand, der Aorta und der Rückenfläche der Urniere gelegene epitheliale Hohlsprosse der dorsomedialen Wand des Urnierenganges (siehe Fig. 158) dicht an seiner Mündung in die Cloake, ist von einer ziemlich dicken indifferenten Gewebsmasse, dem Nierenblastem, umschlossen. Das verdickte Kopfende des

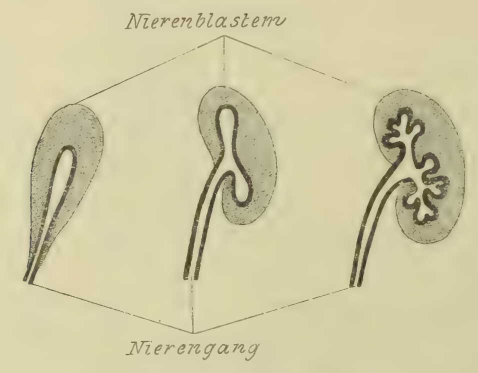


Fig. 160. Schema der Nierenentwicklung. Nach v. Gegenbaur.

Nierenganges erweitert sich und wird zum Nierenbecken, der Nierengang selbst wird Harnleiter (Fig. 160). Das Nierenbecken treibt durch Sprossung neue Canäle in das umgebende Nierenblastem hinein, die Anlage der Nierenkelche, die dann durch secundäre dichotomische Sprossung die Ductus papillares und durch **T** förmige Gabelung die Sammelröhren bilden. Dieses Canalwerk communicirt dann mit den, wie neuere Untersucher schildern, aus dem Nierenblastem entstandenen gewundenen und mit blasigen Enden versehenen Canälchen oder der Anlage der gewundenen Harncanälchen und Henle'schen Schleifen, in deren blasenförmige Enden, die Ampullen sich, wie in der Urniere, Gefässknäuel einstülpen und die Malpighischen Körperchen der Niere bilden (Fig. 161). Von den gewundenen Harncanälchen sollen zuerst die epithelialen blasenförmigen Ampullen aus soliden Zellhaufen entstehen. Die dem späteren Glomerulus zugekehrte Wand derselben buchtet sich ein, und die sphärische Blase nimmt dadurch Sichelform an. Bei Schafembryonen von 20 *mm* Länge treiben dann die Ampullen einen Hohlspross, von der dem blinden Ende des zugehörigen

horizontalen Schenkels des **T** förmigen Sammelrohrs zugekehrten Seite, welche mit dem **T** förmigen Sammelrohr verwächst und sich in dasselbe öffnet. (Siehe Fig. 161 am oberen Pol der Figur.) Diese zunächst sehr kurzen, aus Ampulle und Hohlspross bestehenden, in je ein Sammelrohr mündenden Stücke sind die ganze Anlage der gewundenen Harncanälchen und ihrer Henle'schen Schleifen. Dann erst grenzen sich Zellhaufen ab, die der Lage der späteren Glomeruli entsprechen, und es treten die Blutgefässe der Niere auf.

Sehr früh grenzt sich die Nierenkapsel an der Peripherie des Nierenblastems ab. Das Bindegewebsgerüste der Niere entsteht theils aus dem Nierenblastem, theils scheint es mit den Gefässen in

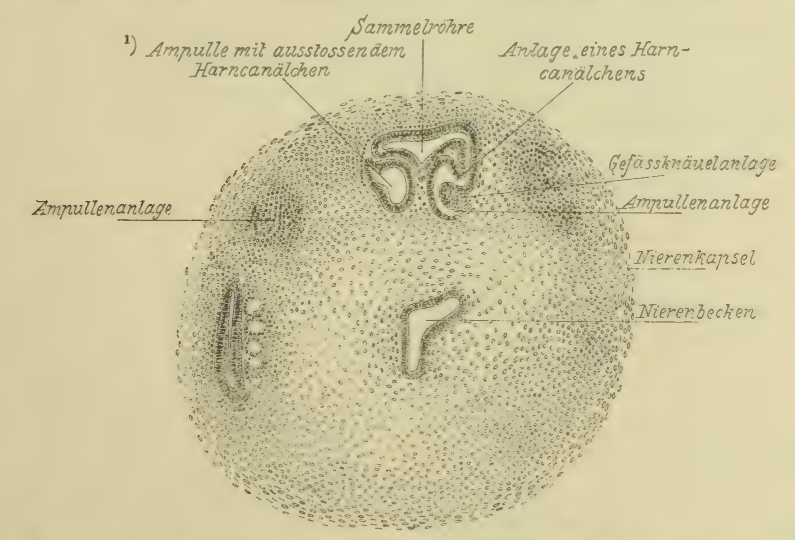


Fig. 161. Querschnitt durch die Nierenanlage eines Schafembryo von 20 *mm* Länge. Vergrösserung ca. 60/1. Nach C. Riede.

die Niere einzuwachsen. Die Glashäute der Harncanälchen und der Sammelröhren sowie der Bowmann'schen Kapseln entstehen nach Art der Basalhäute.

Die herangewachsene embryonale Niere zeigt sehr bald eine deutliche Lappung (siehe Fig. 169). Die jeden Lappen zusammensetzenden Harncanälchen und Sammelröhren münden durch die Ductus papillares auf einem papillenartigen Vorsprung in die Nierenkelche oder das Nierenbecken. Entweder bleiben dann diese, je einer Nierenpyramide entsprechenden, Lappen zeitlebens mehr oder weniger getrennt (Rind) oder sie verwachsen mit ihren Basen und die Niere erhält dann eine glatte Oberfläche (kleinere Wiederkäuer, Schwein, Hund) oder nur seichte Furchen (Pferd, Katze). Auch die Nierenpapillen können verschmelzen, und man unterscheidet dann einwarzige Nieren

1) Lies »an«stossenden statt ausstossenden.

(Kaninchen, Pferd, Fleischfresser, Schaf, Ziege) und mehrwarzige Nieren (Schwein, Rind).

Die Mündungsstelle des Harnleiters trennt sich schliesslich vom Urnierengange, und der Harnleiter kommt ventral vom Urnierengange zu liegen und rückt zuerst allmählich caudalwärts gegen den Sinus urogenitalis zu, dann aber nasalwärts, um endlich in die Harnblase zu münden (Fig. 159).

Die Harnblase entsteht aus der Allantoiswurzel, welche sich zu einem spindelförmigen (siehe Figg. 159 u. 169) erst nach der Geburt mehr blasenförmigen Organ, der Harnblase, ausweitet, die durch einen kurzen Gang, die Harnröhre, in die Cloake mündet. Der zum Leibesnabel ziehende und in den Nabelstrang eintretende Theil der Allantoiswurzel, Urachus genannt, schliesst sich nach der Geburt und schrumpft zu einem bindegewebigen Strang zusammen, der dann als mittleres Blasenband bezeichnet wird, während sich die beiden obliterirten Nabelarterien (siehe Fig. 157 und 169) zu den seitlichen Blasenbändern umbilden.

2. Geschlechtsapparat.

a) Entwicklung der inneren Geschlechtsorgane.

Der fertige Geschlechtsapparat besteht bekanntlich sowohl beim männlichen als auch beim weiblichen Individuum

1. aus den paarigen Keimdrüsen, 2. aus deren Ausführungsgängen und 3. aus den Begattungsorganen; diesen Organen gesellen sich noch 4. die accessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates bei.

Diese bei beiden Geschlechtern so verschieden gestalteten Organe gehen aus einer gemeinsamen indifferenten Anlage hervor, welche sich 1. aus den beiden Urnieren, 2. den beiden Urnierengängen und Müller'schen Gängen und 3. den beiden Keimdrüsen aufbaut. Fig. 157.

Diese gemeinsame Anlage entsteht, abgesehen von der uns schon bekannten Urniere und dem Urnierengang, in folgender Weise:

Das die mediale Fläche der Urniere bekleidende Cölomepithel verdickt sich bei beiden Geschlechtern, setzt sich mit scharfem Rande gegen das flache Epithel der Bauchhöhle ab und bildet eine in die Bauchhöhle vorspringende, längs verlaufende Falte, die Keimfalte. Im Bereiche der Keimfalte heisst das verdickte cylindrische Cölomepithel Keimepithel; seine Zellen liefern den wichtigsten, die männlichen oder weiblichen Keimzellen producirenden Theil der späteren Keimdrüse.

Vom caudalen Ende der Keimfalte geht ein rundlicher Strang, das Leitband, zur Leistengegend, während die ganze Keimfalte durch ein kurzes Gekröse, welches in den Bauchfellüberzug der Urniere übergeht, an letzterer befestigt ist. Lockeres Bindegewebe heftet die Urniere an

die dorsale Rumpfwand; ihr Bauchfellüberzug bildet eine gegen das Zwerchfell hinziehende Falte, das Zwerchfellband der Urniere (siehe Fig. 157 und 159). Aus dem Keimepithel entsteht am Kopfende der Urniere eine trichterförmige, zur Bildung eines anfänglich mit dem Urnierengange zusammenhängenden Canals führende Einstülpung. Dieser Canal, welcher sich bald vom Urnierengang trennt, auf die Ventralseite der Urniere rückt und mit dem Urnierengang in den Sinus urogenitalis mündet, ist der Müller'sche Gang (siehe Fig. 157 u. 159).

Die beiderseitigen Müller'schen- und Urnierengänge vereinigen sich mit ihren distalen Enden zu dem äusserlich einheitlichen Genitalstrang (siehe Fig. 159), seitlich werden sie von den Nabelarterien flankirt (Fig. 157). Die Müller'schen Gänge verschmelzen im Genitalstrange von der Mitte ihres Verlaufs ab schweifwärts zu einer gemeinsamen Lichtung, dem Sinus genitalis, der zwischen den getrennt bleibenden Urnierengängen in den Sinus urogenitalis endet (siehe Fig. 159). Dieser führt in die Cloake, deren weitere Umbildung bei Schilderung der Entwicklung der Begattungsorgane besprochen werden soll. Ein Theil dieser indifferenten Anlage wird nun bei Entwicklung zum männlichen, ein anderer bei der Entwicklung zum weiblichen Geschlechtstypus weiter ausgebildet, während die nicht weiter entwickelten Theile in Form von Hemmungsbildungen als rudimentäre Organe des Geschlechtsapparates bestehen bleiben.

α) Weibliches Geschlecht.

Das cylindrische oder cubische Keimepithel wird zusammt dem leistenförmigen Mesenchymstreifen; welchem es aufsitzt und welcher an die Urniere durch lockeres Bindegewebe angeheftet ist, zur Bildung des Eierstocks verwendet. Das Keimepithel grenzt sich in Form einer verdickten Platte, der Keimplatte (Fig. 162) mit scharfem, oft sogar grubig vertieftem Rande gegen das Peritonealepithel ab. Von der Keimplatte aus findet die Bildung der Eier statt, die Eier sind somit in letzter Instanz modificirte Cölomepithelien. Gewisse Keimzellen nehmen nämlich an Grösse zu, werden kugelig und heissen dann Ureier. Sie liegen zunächst noch auf der Oberfläche des in Bildung begriffenen Eierstocks zwischen den Epithelien der Keimplatte. Bald aber werden dadurch, dass die Keimplatte zapfen- oder schlauchförmige, die Ureier enthaltende, ja theilweise nur aus solchen bestehende (Fleischfresser) Epithelwucherungen in das Bindegewebe des Eierstocks hineintreibt, in Gestalt der Ei- oder Keimstränge ganze Complexe von Ureiern oder Keimepithelien in den Eierstock verlagert (Fig. 163), wo sie dann kurze Zeit die schlauchförmige Drüsenstructur des Eierstocks zum Ausdruck bringen, später aber sich netzförmig miteinander verbinden können. Nach dieser Verlagerung in den Eierstock nennt man die Ureier Primitiveier. Diese können sich noch vielfach

durch Theilung vermehren. Sehr bald werden nun die Eistränge durch gefässhaltiges Bindegewebe umwachsen und in grössere oder kleinere, aus Primitiveiern bestehende Zellklumpen, die Eiballen, zerlegt und ins-

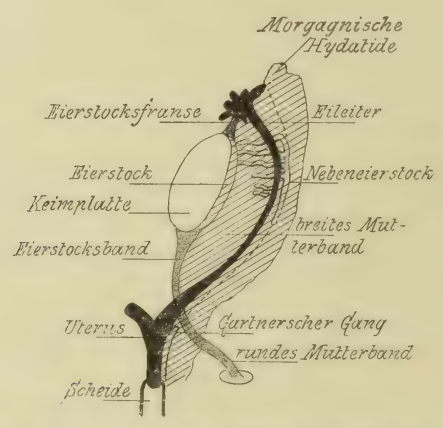


Fig. 162. Schema zur Entwicklung des weiblichen Geschlechtes aus der indifferenten Anlage. Weibliche Organe schwarz.

gesammt durch eine dichte Bindegewebslage von der Keimplatte abgetrennt. Diese Bindegewebsplatte, die Anlage der späteren derben

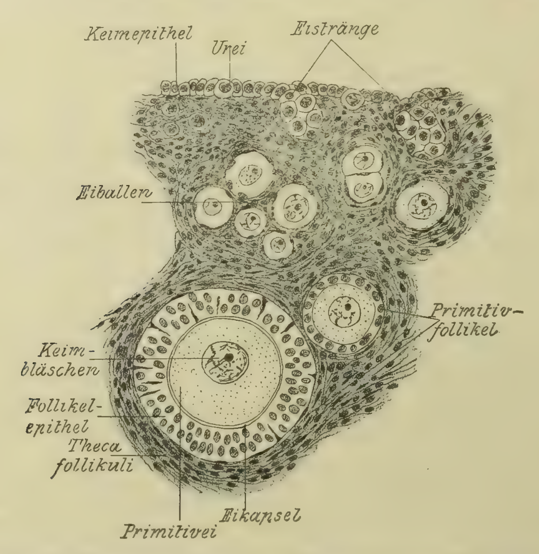


Fig. 163. Theil eines Schnittes durch den Eierstock einer $^3/_4$jährigen Dachshündin. Vergrösserung $^{140}/_1$.

Albuginea, trennt dann auch die Keimepithelien von dem bindegewebigen und gefässhaltigen Eierstocksstroma ab; erstere werden dadurch minder reichlich ernährt, und die Bildung von weiteren Eisträngen

hört auf. Aber auch die Eiballen werden noch von Bindegewebszügen zerschnürt, und die von ihnen abgetrennten Zellklumpen bestehen der Regel nach aus einer oder seltener mehreren Eizellen und flachen, sie in einschichtiger Anordnung umgebenden Keimepithelien, welche mit dem Ei von einer noch wenig vom Bindegewebsgerüste des Eierstocks abgrenzbaren Bindegewebsschichte umschlossen werden. Damit ist es zur Anlage eines Primitvfollikels gekommen, in dessen bindegewebiger Hülle oder Theca, Primitivei und Follikelepithel, wie die das Ei umhüllenden Zellen nun heissen, eingeschlossen sind (Fig. 163). Durch vielfache und fortgesetzte Theilung schichtet sich das Follikelepithel, und an seiner peripheren, gegen die Theca gerichteten Grenze wird eine deutliche Basalhaut, die Glashaut des Follikels gebildet, während die der Eioberfläche aufsitzenden Follikelepithelien um das Ei die Eikapsel oder Zona pellucida ausscheiden. Unter steter Grössenzunahme des Follikels kommt es zur Abscheidung von Flüssigkeit seitens der Follikelepithelien; die dadurch entstandene und mit Follikelflüssigkeit erfüllte Spalte vergrössert sich ebenfalls, und schliesslich wird das Ei sammt den ihm aufsitzenden Follikelepithelien an die Wand gedrängt und bildet den als Cumulus ovigerus oder Eihügel bekannten halbkugeligen Vorsprung der Follikelepitheltapete.

Inzwischen hat sich die bindegewebige Follikelwand ebenfalls weiter ausgebildet und in eine innere, aus Spindelzellen bestehende und gefässhaltige und äussere mehr faserige Lage gesondert (s. Fig. 1).

Damit ist die Bildung eines Eifollikels beendet, und Ei und Eifollikel gehen nun den weiteren, im Kapitel »Eireife« geschilderten Umbildungen entgegen. — So lautet wenigstens die von der Mehrzahl der Autoren vertretene Anschauung über diese Vorgänge (siehe auch S. 218 den ersten Absatz).

Die Ei- und Follikelbildung vollzieht sich bei den Haussäugethieren mit Ausnahme der Fleischfresser sehr früh, noch während des embryonalen Lebens, und ist bei dreimonatlichen Schafföten und fünfmonatlichen Rindsembryonen schon beendet. Beim 51 Tage alten Stutfohlen findet man in der Tiefe stets schon ausgebildete Follikel. Nur beim Hunde und bei der Katze, bei welch' letzterer sogar bei frisch geborenen Individuen noch Ureier im Keimepithel fehlen, setzt der Process der Eibildung erst nach der Geburt ein und braucht nach meinen Erfahrungen fast 1 Jahr (Hund) zu seiner Beendigung.

Bei den Fleischfressern findet noch beim jungen Thiere gleichzeitig mit der Ausbildung der Follikel eine ausgiebige Rückbildung und Auflösung vieler Eier und Follikel statt.

Mit der Bildung der Albuginea ist die weitere Einstülpung von Ureiern und Keimepithel sistirt, doch kann, mit Ausnahme des Pferdes, dessen Keimepithel gänzlich schwindet, eine solche gelegentlich des Platzens der Follikel bei der Brunst, durch welches die Albuginea durchrissen wird und Keimepithel und Blutgefässe wieder in Berührung kommen, möglicherweise wieder eintreten.

Durch die Bildung der Follikel ist am Eierstocke eine deutliche Rinden- oder Follikelzone von der blutreichen und compacten Mark- oder Gefässzone unterscheidbar geworden. Letztere besteht aus Bindegewebe, glatten Muskelfaserzügen, die bis in die Follikelzone

hineinreichen können, reichlichen, stark korkzieherartig gewundenen Blutgefässen und einer wechselnden Menge eigenthümlicher, zu epithelialen Strängen oder Zellcomplexen, den sogenannten Marksträngen oder Segmentalsträngen angeordneten Epithelien, deren Bedeutung weiter unten besprochen werden soll.

Jeder Müller'sche Gang entwickelt sich unter gleichzeitiger, mehr oder minder beträchtlicher Rückbildung des Urnierenganges weiter und übernimmt die Aufgabe, die aus dem Eierstock ausgetretenen Eier nach aussen zu leiten, indem er sich in den Eileiter, Uterus und die Scheide sondert (siehe Fig. 162).

Der kopfwärts gelegene Theil der Müller'schen Gänge wird zu den Eileitern, deren Bauchöffnung wahrscheinlich neu entsteht, während der Anfangs im Zwerchfellband der Urniere eingeschlossene Theil der Müller'schen Gänge sich möglicherweise als ein einer Eileiterfranse aufsitzendes, mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen, der Morgagnischen Hydatide, erhält. Die Eierstocksfranse, durch welche der Fransentrichter des Eileiters mit dem Eierstock in Zusammenhang steht, ist nichts anderes, als der proximale Theil des Mesovariums, d. h. jener Bauchfelldoppelplatte, welche die Keimdrüse mit dem medialen Rande der Urniere verbindet (Fig. 162).

Das im Genitalstrange gelegene, später seine Muskelwand stark verdickende Mittelstück des Müller'schen Ganges wird zum Uterus oder Tragsack, welcher das Ei bis zur Geburt beherbergt und ernährt, während sich der längere distale Theil zur weiteren aber dünnwandigeren Scheide umbildet, welche die Tragsackhöhle mit dem Sinus urogenitalis verbindet.

Diese aus je einem Müller'schen Gange hervorgehenden Theile können beiderseits vollständig von einander getrennt bleiben (z. B. Beutelthiere) oder in wechselnder Ausdehnung in der Medianebene miteinander verschmelzen, und so die verschiedenen, bei unseren Hausthieren vorkommenden Uterusformen veranlassen.

1. Der Genitalstrang enthält zwar eine einheitliche, von den distalen Theilen der Müller'schen Gänge gebildete Höhle, die einfache Scheide, aber die beiden Uterusabschnitte behalten, ohne zu einem einheitlichen Organ zu verschmelzen, ihre eigene Wandung und münden mit selbstständigen Oeffnungen in die Scheide. Solche Verhältnisse finden wir z. B. beim Kaninchen, und man spricht dann von einem doppelten Uterus oder Uterus duplex.
2. Die Verschmelzung der Uterusabschnitte tritt in geringer, an die einfache Scheide sich anschliessender Ausdehnung ein, ohne dass ein beträchtlicher Uteruskörper gebildet wird. Dann wird ein getheilter Uterus oder Uterus divisus wie beim Schweine und den Fleischfressern gebildet.
3. Die Verschmelzung geht weiter; es kommt zur Bildung eines grösseren oder kleineren, eine einfache Höhle enthaltenden

Uteruskörpers, welcher sich durch zwei hornartig gebogene Fortsätze mit den Eileitern verbindet und den zweihörnigen Uterus oder Uterus bicornis des Pferdes und der Wiederkäuer darstellt.

4. Noch weitere Verschmelzungen führen zur Ausbildung eines birnförmigen Uteruskörpers, des Uterus simplex oder einfachen Uterus der höheren Affen und des Menschen.

Während dieser Differenzirung des Müller'schen Ganges bleibt der Urnierengang entweder beträchtlich in der Entwicklung zurück oder sein Mittelstück schwindet gänzlich und nur sein proximales und distales Ende bleibt erhalten (s. Fig. 162). Im ersteren Falle findet man z. B. bei den Hufthieren und namentlich dem Schweine nicht selten ein- oder beiderseitig einen an dem lateralen Uterusrande gelegenen, im distalen Theil von der Uteruswand umschlossenen und in die Scheide mündenden musculösen, mit Schleimhaut ausgekleideten Canal, der mit dem Reste der Urniere in Zusammenhang steht. Oder es kann derselbe in einzelne, wechselnd grosse, blinde Canalstücke zerfallen (Schwein), oder sich nur in kleinen Rudimenten erhalten (Fleischfresser). Die ausgebildeteren Reste des Urnierenganges werden als Gärtner'sche Canäle bezeichnet.

Der mit der Keimdrüsenanlage Anfangs in Verbindung stehende Theil der Urniere (Sexualtheil der Urniere) verkümmert beim weiblichen Individuum, ohne weitere Functionen zu übernehmen, und bildet ein beim neugebornen Fleischfresser oder Wiederkäuer mit blossem Auge sichtbares, zwischen den Insertionsstellen der beiden Bauchfellplatten am Eierstock gelegenes, entweder aus Epithelschläuchen oder soliden Strängen bestehendes Organ, den Nebeneierstock, und ein kleines neben dem Nebeneierstock seiner Seite gelegenes, aus gewundenen isolirten Canälchen, bestehendes Knötchen, das Paroophoron.

Der Nebeneierstock kann mit den Gärtner'schen Canälen in Verbindung stehen, andererseits aber auch eigenthümliche Zellenstränge, die oben angeführten Markstränge oder Segmentalstränge in das Ovarium wechselnd weit hineinschicken. Im Falle der späteren Auflösung der Segmentalstränge in einzelne Zellenklumpen heissen die aus ihnen hervorgegangenen Zellenhaufen, welche sich vorwiegend am Hilus des Eierstocks erhalten, Hiluszellen.

Die Markstränge entstehen durch Sprossenbildung vom Epithel der Malpighischen Körperchen der Urniere her, können sich später an der Bildung der gelben Körper betheiligen und nach und nach völlig schwinden.

Solche Markstränge finden sich in ausserordentlicher Menge beim Pferdeembryo, bei dem sie vorübergehend weitaus den grössten Theil des unverhältnissmässig grossen Ovariums bilden, später aber fast gänzlich schwinden. Sie sind gut entwickelt bei den Fleischfressern und können bei der Katze sogar bis an die Eizone heranreichen, während sie beim Wiederkäuer spärlich sind und dem erwachsenen Schweine gänzlich fehlen.

Manche Autoren leiten im Gegensatze zur oben gegebenen Schilderung die Follikelepithelien nicht vom Epithel der Keimplatte, sondern von den Marksträngen ab, welche die Eier umwachsen und dann mit ihnen von Bindegewebe umhüllt werden sollen. Meinen Erfahrungen nach sprechen allerdings manche Befunde, namentlich an den Eierstöcken der Katze und des Hundes, sehr für diese Anschauung. Die ganze Frage bedarf dringend erneuter systematischer Untersuchung.

β) Männliches Geschlecht.

Die Entwicklungsgeschichte des Hodens bietet ebenfalls noch der strittigen Fragen genug. Durch vergleichend embryologische Befunde wird folgendes Verhalten sehr wahrscheinlich. Auch beim männlichen Thiere stammen die Keimzellen oder Ursamenzellen in letzter Linie vom verdickten Epithel der Bauchhöhle im Bereiche der an der medialen Seite der Urniere gelegenen Keimfalte ab.

Ausser den Ursamenzellen werden auch die secernirenden Theile des Hodens, die späteren Samencanälchen, welche Ursamenzellen enthalten, von den Einen vom Keimepithel abgeleitet, von dem aus sie nach Art der Eistränge in die bindegewebige Grundlage des Hodens einwachsen, sich netzförmig miteinander verbinden und sich zu den Samencanälchen umbilden sollen.

Der den Samen ableitende Theil des Hodens dagegen, welcher den Marksträngen des Ovariums entspräche, soll dann aus dem Sexualtheil der Urniere her in den Hoden einsprossen, die Tubuli recti und das Hodennetz bilden und sich mit den Samencanälchen in Verbindung setzen. Dieser Anschauung nach wäre somit die drüsige Substanz des Hodens doppelter Herkunft, doch lässt sich ihr Epithel, mag es nun vom Keimepithel oder der Urniere herstammen, auf einen gemeinsamen Mutterboden, das Cölomepithel, zurückführen. Nach Anderen aber liefert nur die Urniere allein, in Form der in den Hoden einsprossenden Markstränge, das Material zur Bildung der Samencanälchen und des ausleitenden Canalsystems, und wird dadurch der ganze Vorgang in Parallele mit der Bildung der Follikelepithelien des Eierstocks gesetzt.

Das ganze, schliesslich vom Bindegewebe umscheidete und von Resten des Keimepithels überzogene Organ ist durch eine Bauchfellfalte, das Mesorchium oder Hodenband an dem medialen Rande der Urniere befestigt.

Auch beim männlichen Geschlechte schwindet die Urniere bis auf den Sexualtheil derselben, dessen Canälchen mit dem Urnierengang in Zusammenhang bleiben, während ihre blinden Enden Sprossen in den Hoden hineintreiben, die sich mit den aus dem Keimepithel gebildeten netzförmigen Strängen verbinden. Dadurch wird der erhaltene und sich weiter entwickelnde Theil der Urniere zum Nebenhoden, der Urnierengang zum Samenleiter. Der weiter ausgebildete Nebenhoden ist durch eine Bauchfellfalte, das sogenannte Nebenhodenband, mit

dem Hoden verbunden, und sein vorher die Urniere einhüllender Bauchfellüberzug geht in die, das ehemalige Urnierenband bildende Bauchfellfalte über (Fig. 164).

Ein Theil der caudal von der Verbindung der Urniere mit dem Hoden gelegenen Urnierencanälchen bleibt ohne Verbindung mit dem Hoden, mündet in den Samenleiter und bildet die Vasa aberrantia des Nebenhodens. Theils schnüren sich diese Canälchen auch vom Samenleiter ab und bilden dann als beiderseits blind endigende und mit Flimmerepithel ausgekleidete Canälchen, die an den Samenleiter angeschlossene Paradidymis.

Ueber die Bildung der Samenzellen aus den Ursamenzellen verweise ich neben dem auf S. 13 Gesagten auf die Lehrbücher der Histologie.

Der Müller'sche Gang schwindet beim männlichen Geschlechte

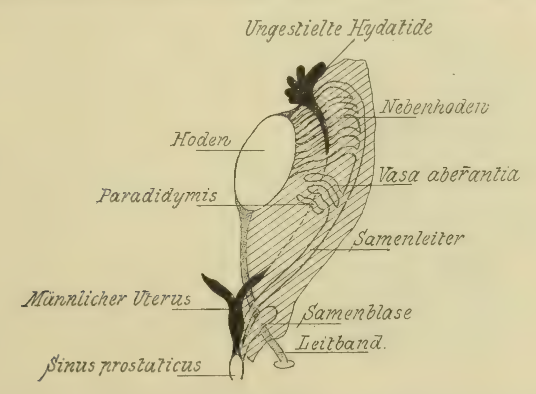


Fig. 164. Schema zur Entwicklung des männlichen Geschlechtes. Reste der weiblichen Organe schwarz.

bis auf kleine Reste seines cranialen und wechselnd grosse Ueberbleibsel seines caudalen Endes.

Das craniale, der Eileitermündung entsprechende Ende sitzt meist dem Hoden auf — seltener findet man es zwischen Hoden und Nebenhoden — und ist da als »ungestielte Hydatide des Hodens«, namentlich beim neugebornen Hengstfohlen in Gestalt eines linsengrossen gekrausten Gebildes mit trichterförmiger Einziehung zu finden, von dem sich ein feiner fadenartiger Fortsatz caudalwärts gegen den Samenleiter hin verfolgen lässt.

Die caudalen Theile der Müller'schen Gänge erhalten sich als Uterus masculinus oder männlicher Uterus, namentlich bei dem Pferde, Schweine und Rinde. Sie bilden da ein im Genitalstrange gelegenes, im Kleinen stets die characteristische Uterusform des weiblichen Thieres derselben Art wiederholendes, zwischen der Mündung der Samenleiter im Gebiete der Prostata mit einfacher oder doppelter Oeffnung in den Sinus urogenitalis einmündendes Organ, das auf dieselbe Weise wie der Uterus durch Verschmelzung der Müller'schen Gänge

entstanden ist und in zwei wechselnd lange Hörner auslaufen kann. Im Falle weiterer Rückbildung (Fleischfresser) erhält sich nur der dem Scheidenabschnitt der Müller'schen Gänge entsprechende Theil als kleiner in den Sinus urogenitalis mündender Hohlraum, den man dann richtiger als Sinus prostaticus bezeichnet.

b) Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane.

Wie die inneren Geschlechtsorgane, entwickeln sich auch die männlichen und weiblichen äusseren Geschlechtsorgane aus gemeinsamer, anfänglich indifferenter Anlage, jedoch mit dem Unterschiede, dass bei normalem Verlaufe der Entwicklung die ganze Anlage entweder in männlichen oder weiblichen Typus übergeführt wird. Dabei erweist sich die Ausbildung desselben beherrscht von den Keimdrüsen. Die ausgebildeten weiblichen äusseren Geschlechtstheile bestehen den embryonalen Verhältnissen näher als die männlichen, welche einen bedeutend höheren Grad von Umbildung erkennen lassen.

Ausser dem Mesoblast betheiligt sich auch der Ecto- und Entoblast am Aufbau dieses Organsystems.

Als Ausgangspunkt diene ein Entwicklungsstadium mit noch undifferenzirten inneren Geschlechtsorganen, wie es die Figur 157 u. 158 zeigt, in welchem die Urnierengänge und Müller'schen Gänge noch in die Allantoiswurzel münden. Der Urnierengang functionirt bis zur Ausbildung der bleibenden Niere als Harnleiter. Eine äussere Mündung der Harnröhre oder eine Afteröffnung fehlt noch, denn die Aftermembran schliesst noch die Uebergangsstelle der Allantoiswurzel in den Darm, die Cloake, nach aussen ab. Der durch die Urnierengänge in die Allantoiswurzel ergossene Harn fliesst also durch den Urachus in die ausserhalb des Leibesnabels gelegene, als ein grosser Harnbehälter aufzufassende Allantois. Der Theil der Allantoiswurzel, welcher nicht nur die Urnierengänge, sondern auch die Mündungen der Müller'schen Gänge aufnimmt, heisst Sinus urogenitalis. Dicht neben den Urnierengängen liegen anfänglich auch die Mündungen der Harnleiter (s. Fig. 158), rücken aber durch ungleiches Wachsthum des Sinus urogenitalis allmählich weiter cranialwärts und münden dann selbstständig in den als Harnblasenanlage vom Sinus urogenitalis abgegliederten Theil der Allantoiswurzel (s. Fig. 159). Inzwischen mündet nach Durchbruch der Aftermembran, bei Schafembryonen von 3,2—3,8 *cm*, die Cloake nach aussen und bildet einen einheitlichen Ableitungsweg für die Harnorgane, Geschlechtsorgane und den Darm. Eine solche Cloake besteht bei Amphibien, Reptilien und Vögeln zeitlebens und wird als Hemmungsbildung in seltenen Fällen auch bei den höheren Säugethieren beobachtet; ich sah mehrere solche Fälle bei Wiederkäuern und Schweinen. Bei normaler Entwicklung dagegen scheidet sich die Cloake in den ventral gelegenen Sinus urogenitalis und die dorsale Afteröffnung. Noch ehe dies geschieht, erhebt sich um die spaltförmige Cloakenöffnung die Haut als ein wallartiger Wulst, als Geschlechts-

wulst, innerhalb dessen am vorderen Rande der Cloake ein zapfenartiger Fortsatz, der in eine rundliche Verdickung auslaufende Geschlechtshöcker emporwächst. Seine caudale Fläche wird durch eine rinnenförmige Fortsetzung des Sinus urogenitalis in Form der Geschlechtsfurche eingekerbt, die sich bald vertieft und dann von zwei faltigen Wülsten, den Geschlechtsfalten, begrenzt wird (Fig. 159 u. 165).

Inzwischen hat eine Falte den Sinus urogenitalis und den Mastdarm getrennt, sich nach der Cloake zu verlängert und ist da mit einer aus der Cloakenwand hervorgehenden Falte verwachsen. Dadurch ist die Cloake in den After und den ventral von ihm gelegenen Sinus urogenitalis geschieden worden. Die beide trennende Gewebsbrücke ist die Anlage des Dammes oder Mittelfleisches; über ihre giebelförmig, in sagittaler Richtung vorspringende Oberfläche lässt sich noch einige Zeit eine feine seichte, vom Sinus urogenitalis zur Afteröffnung

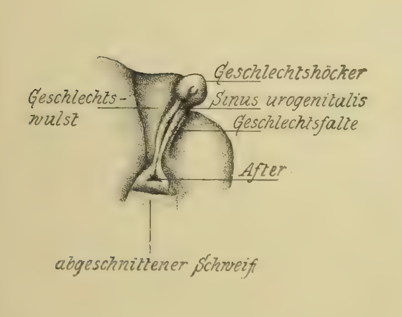


Fig. 165. Anlage der äusseren Genitalien eines Pferdeembryo von ca 7 Wochen und 5,3 *cm* Scheitelsteisslänge. Vergrösserung $^3/_1$.

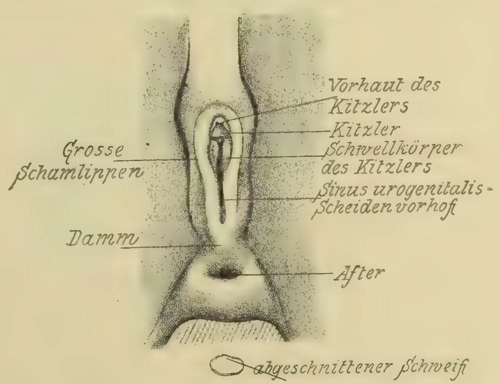


Fig. 166. Weibliche äussere Geschlechtsorgane von einem Pferdeembryo von 20 *cm* Scheitelsteisslänge. Vergrösserung $^2/_1$.

verlaufende Rinne verfolgen, die sich später schliesst und die Dammnaht bildet. Die Afteröffnung grenzt sich sammt ihrer Umrandung mehr und mehr vom Genitalwulst ab und erscheint dadurch schliesslich mehr oder weniger selbstständig.

Dieses Stadium kann nun als Ausgangspunkt für weitere Differenzirungen dienen.

Beim weiblichen Geschlechte bleibt der Sinus urogenitalis zeitlebens in Gestalt des Scheidenvorhofs, welcher die Harnröhrenmündung und die Scheidenöffnung enthält, bestehen. Der Genitalwulst wird zu den grossen Schamlippen, die nach Bildung des Dammes durch eine ventrale und dorsale Commissur zusammenhängen und die Schamspalte begrenzen.

Der Geschlechtshöcker wird zum Kitzler, der in gewissen Entwicklungsstadien von beträchtlicher Länge, hackenartig gebogen, die

grossen Schamlippen überragt, und erst später im Wachsthum zurückbleibend, zwischen den grossen Schamlippen in der Schamspalte geborgen wird. Die Genitalfalten werden zur Kitzlervorhaut und zu den cavernösen Körpern des Kitzlers. Hinter dem Kitzler liegt die Mündung der Harnröhre, welche aus dem im Vergleich zur Scheide im Wachsthum zurückgebliebenen Uebergangsstück der Harnblasenanlage in den Sinus urogenitalis hervorgegangen ist. Die Grenze zwischen der Scheide und dem Scheidenvorhof wird durch eine Schleimhautfalte abgegrenzt, welche sich beim Stutfohlen in die meist doppelt durchbohrte Scheidenklappe oder den Hymen fortsetzt Die Scheidenklappe ist eigentlich nichts anderes als der in den Scheidenvorhof hereinragende caudalste Theil der Scheidenwand. Bei den übrigen Hausthieren ist der zarte, dem Hymen entsprechende Theil der Scheidenklappe nur rudimentär. Derselbe schwindet beim Pferde gewöhnlich auch ohne Begattung innerhalb der drei bis vier ersten Jahre nach der Geburt.

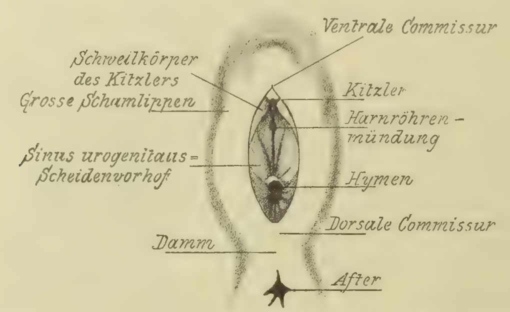


Fig. 167. Weibliche äussere Geschlechtsorgane von einem 4 Monate alten Pferdeembryo. Natürliche Grösse.

Ausnahmsweise besteht bei der Kuh und Stute ein derber undurchbohrter Hymen, der die Begattung unmöglich macht und zur Anstauung der Brunstsecrete im Uterus führt.

Die Entwicklung des männlichen Geschlechtes ist gekennzeichnet durch beträchtliches Auswachsen des Geschlechtshöckers zur Ruthe oder dem Penis und durch Schluss des Sinus urogenitalis zum Canalis urogenitalis.

Die beiden Hälften des Geschlechtswulstes rücken sich nämlich während der Verlängerung des Geschlechtshöckers bis zur Berührung nahe und verschmelzen in caudaler Richtung miteinander zum Hodensack, welcher später die Hoden in sich aufzunehmen hat. Die Verwachsung schreitet aber auch gegen das freie Ende des inzwischen stark verlängerten Geschlechtshöckers fort, indem die Ränder der Geschlechtsfalten ebenfalls miteinander verwachsen, wobei es zu vorübergehender Verstopfung des so entstandenen, auf dem, je nach der Thierart sehr vielgestaltigen, freien Ende des Penis oder der Eichel, ausmündenden Canals durch einen Epithelpropf kommt, die sich erst später löst. Bei den kleinen Wiederkäuern und dem Pferde wächst die Harnröhrenmündung zu einem cylindrischen Anhang der Eichel, dem Harn-

röhrenfortsatz aus. Der durch die Verwachsung gebildete, von der Einmündung des Sinus prostaticus und der Ausspritzungscanäle an bis zur Eichelspitze reichende Theil der Harnröhre entspricht dann dem gemeinsamen Abflusswege des Harnes und Samens und heisst nun Canalis urogenitalis.

Der den Penis umhüllende Theil des Geschlechtshöckers wächst mit ihm als Vorhaut oder Schlauch röhrenförmig in die Länge und zeigt an seiner Unterfläche eine Naht, die Vorhautnaht, welche sich schweifwärts über den Hodensack als Hodensacknaht in die Dammnaht fortsetzt und zeitlebens Zeugschaft über die in ihrem Gebiete vollzogene Verwachsung ursprünglich getrennt angelegter Theile ablegt. Das innere Vorhautblatt ist durch Epithelwucherung mit dem Vorhautüberzug der Eichel — und beim Pferde auch des hinter der Eichel gelegenen Theils des Penis — verklebt. Diese Verbindung löst sich erst nach der Geburt.

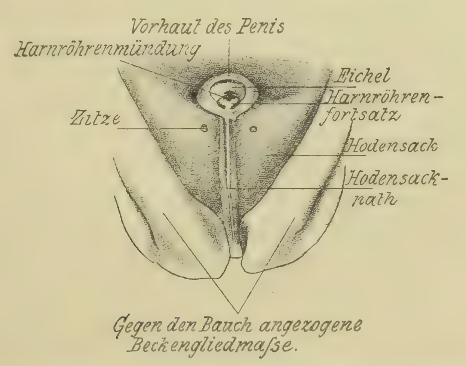


Fig. 168. Männliche äussere Geschlechtsorgane eines Pferdeembryo von 11,3 *cm* Scheitelsteisslänge. Natürliche Grösse.

Beim männlichen Schweine entsteht durch eine gegen die Bauchwand gerichtete Ausstülpung des äusseren Vorhautblattes der zweifächerige Nabelbeutel.

Gleichzeitig mit diesen zur Scheidung des männlichen und weiblichen Typus führenden äusseren Veränderungen an der Anlage der äusseren Geschlechtstheile vollziehen sich auch innere Umbildungen an derselben, insoferne sich von der Schleimhaut des Sinus urogenitalis aus die accessorischen Drüsen anlegen.

Beim weiblichen Geschlechte entstehen die Bartholini'schen Drüsen der Wiederkäuer und die ihnen gleichwerthigen »Scheidenlacunen« der Stute und Katze (welche dem Schweine und der Hündin fehlen) nach Art der Hautdrüsen vom Epithel des Scheidenvorhofs her.

Beim männlichen Thiere entstehen die (dem Hunde fehlenden) Samenblasen als Ausstülpungen des Samenleiters (siehe Fig. 164).

Die Anlage der Vorsteherdrüse wird zuerst als ringförmig wulstige Verdickung der Wand des Canalis urogenitalis deutlich, in

deren aus Bindegewebe und glatten Muskelfasern bestehendes Gerüste die Drüsenanlagen in Gestalt verästelter Epithelstränge einsprossen.

Auf ähnliche Weise entstehen die Cowper'schen Drüsen.

Die Tysson'schen oder Vorhautdrüsen legen sich nach Art der Hautdrüsen an.

Die Schwellkörper der äusseren Geschlechtsorgane differenziren sich aus der Umgebung des Sinus urogenitalis nach Einwucherung der Blutgefässe und gehören entweder als cavernöse Körper der Harnröhre oder als die bulbi vestibuli der Wand des Sinus, resp. Canalis urogenitalis oder als Schwellkörper des Penis und des Kitzlers dem Geschlechtshöcker an.

Der Schwellkörper des Kitzlers entsteht aus einem anfänglich aus indifferenten Zellen bestehenden gefässlosen Strang, dessen periphere Zellen sich concentrisch, dessen centrale sich zu transversalen Zellenzügen ordnen. Erstere bilden später die Albuginea, letztere dagegen, nach Auftreten von Spaltsystemen, ein Balkenwerk, welches die nach Einwachsen der Blutgefässe zu den Lacunen umgewandelten Spalten begrenzt. Gleichzeitig mit dem Einwachsen der Blutgefässe entstehen auch Fettzellen, die derart an Masse zunehmen, dass schon bei einer vier Monate alten Hündin und einem drei Monate alten Schweine fast die völlige Verfettung des Kitzlers eingetreten ist, welche namentlich am Kitzler der erwachsenen Hündin, aber auch des Schweines, der Kuh, der Katze und des Kaninchens, weniger bei Schaf und Ziege auffällt. Diese, namentlich in der Peripherie des Organes auftretenden Fetteinlagerungen lassen nur im Centrum noch den cavernösen Bau erkennen und behindern die Erectionsfähigkeit. Nur der Kitzler der Stute entwickelt und erhält den characteristischen Bau seines cavernösen Körpers.

Die Schwellkörper der Ruthe und der Harnröhre entwickeln sich aus enorm erweiterten Capillaren.

Die primitive Anlage des Ruthenschwellkörpers ist ein gefässloser Zellenstrang, dessen periphere Zellen wie beim Kitzler zur Albuginea werden und eine Menge unregelmässig angeordneter, bald Spindelform annehmender Zellen einschliessen. Diese ordnen sich zu netzförmigen Zügen und bilden die Anlage des Balkenwerks, welches mit rundlichen Zellen erfüllte Maschen begrenzt. Die Blutgefässe wachsen von der Peniswurzel aus der Länge nach in die Achse der Penisanlage ein, senden Seitenzweige in die zwischen den Balken gelegenen Räume und füllen dieselben unter Verdrängen der in ihnen liegenden Zellen mit Blut. Von den Lacunen aus führen capillare Canäle in die sternförmigen Anlagen der Venenwurzeln.

Die zelligen Trabekel und die Albuginea werden deutlich bindegewebig. Aus den intertrabeculären Zellen entstehen zum Theil längs- oder schräg verlaufende Nebenbalken, zum Theil glatte Musculatur und die Endothelwand der Lacunen. Die intertrabeculären Capillaren erweitern sich nämlich später beträchtlich und bilden so die Anlage

der cavernösen Räume. Die Entwicklung der Schwellkörper schreitet von der Peniswurzel gegen die Spitze vor.

Beim Hunde bildet sich der grösste Theil der Penisanlage zunächst in Knorpel, dann in Knochen um (Penisknochen), dessen Periost durch die Albuginea gebildet wird. Nur der caudale Theil der Penisanlage entwickelt sich in der oben beschriebenen Weise. Beim Kater entsteht durch Umwandlung des grössten Theils der Zellen in Fettgewebe ein nicht erectiles Fettpolster, nur der kleinere Theil bildet wenige Lacunen.

Die Anlage des Harnröhrenschwellkörpers beginnt früher als die des Penisschwellkörpers und übertrifft in den frühesten Stadien den letzteren bedeutend an Grösse. Der Harnröhrenschwellkörper entsteht aus einem blutgefässhaltigen Bindegewebslager, in dem von Anfang an die Arterien in bedeutend erweiterte Capillaren übergehen, die allmählich an Grösse zunehmen, während sich im Bindegewebe das aus elastischen Fasern, Bindegewebe und, namentlich beim Hengste schön entwickelten, glatten Muskelfasern bestehende Trabekelwerk differenzirt. Durch einseitige Vergrösserung der Cavernen gegenüber dem Balkenwerk entsteht der beim Pferde und Hunde besonders umfangreiche Schwellkörper der Eichel. Der sogenannte »dritte Schwellkörper« oder die »Eichelzwiebel« des Hundes wird als besonders ausgebildeter und selbständig gewordener Theil der Eichel gedeutet. Die paarige, wenn überhaupt deutliche, Anlage der Penis- und Harnröhrenschwellkörper verwischt sich sehr bald mehr oder weniger.

c) Weitere Umbildung der Keimdrüsen.

Wanderung der Eierstöcke und Hoden.

Die Eierstöcke bleiben nur bei den Fleischfressern an dem ursprünglichen Orte ihrer Entwicklung in der Lendengegend caudal von den Nieren liegen, bei den übrigen Thieren »wandern« sie, wie man zu sagen pflegt, wechselnd weit gegen das Becken zu. Selbstverständlich handelt es sich nicht um ein actives Wandern, sondern um eine Lageveränderung in Folge eines stärkeren Wachsthums der Rückenwand, durch welches die am langsamer wachsenden Leitband befestigten Ovarien oder Hoden weiter caudalwärts zu liegen kommen müssen. Gleichzeitig wird ihre Befestigung eine beweglichere. Die den Eierstock jederseits an die Urniere befestigende Bauchfellfalte, das Mesovarium, umschliesst die zum Eierstock verlaufenden Gefässe und bildet nach Rückbildung der Urniere einfach einen Theil von deren Bauchfellüberzug, der sich dann beträchtlich und gekrösartig verlängert und auf jeder Seite zum breiten Mutterbande oder Ligamentum latum wird (siehe Fig. 162). Dasselbe schliesst ausser dem Uterus auch den Eileiter, den Nebeneierstock und das Leitband oder das spätere runde Mutterband ein. Letzteres setzt sich vom Uterus aus als Eierstocksband am Uterusende des Eierstocks fest und befestigt denselben am Uterus.

Andererseits reicht es vom Uterus aus bis in die Leistengegend (Fig. 169), passirt den Leistencanal und endet in den Schamlippen.

Auch die Form der Eierstöcke ändert sich, insofern die anfänglich compacten Organe beim Schweine durch geringe Ausbildung des Eierstockstromas und Rückbildung der Markstränge mit zunehmender Entwicklung der Eifollikel traubenförmig werden.

Anfänglich liegen die Eierstöcke einfach zwischen den Blättern des in die breiten Mutterbänder übergehenden Mesovariums. Die Keimplatte setzt sich dabei durch ihr cubisches Epithel und die unter dem-

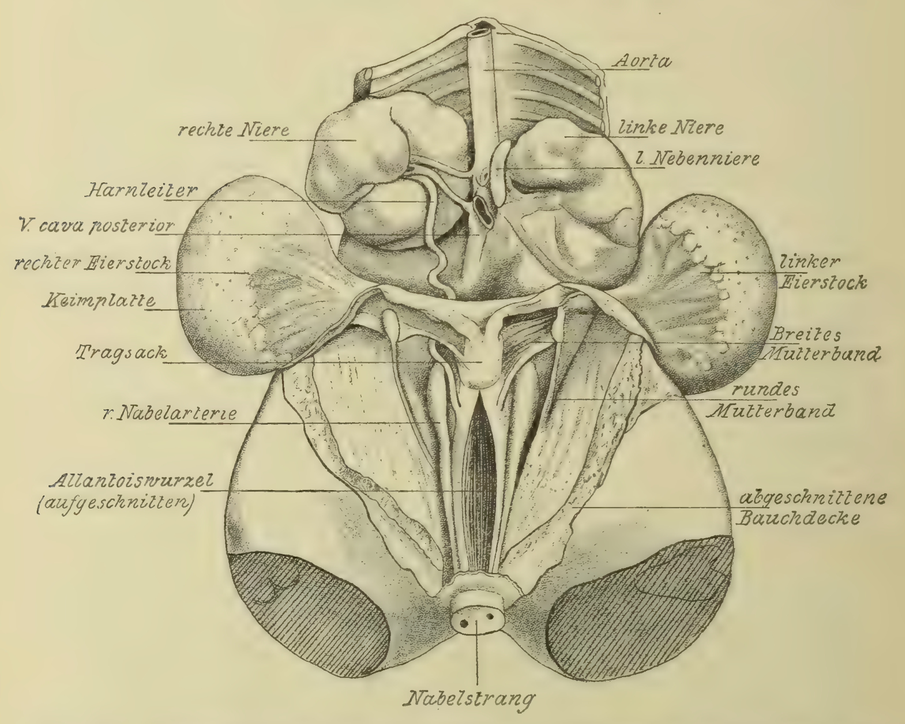


Fig. 169. Harngeschlechtsapparat von einem ca. 4 Monate alten weiblichen Pferdeembryo. Grösse $^1/_2$: 1.

selben gelegene Albuginea scharf gegen das Eierstocksgekröse ab, ein Verhältniss, das bei den Wiederkäuern zeitlebens bestehen bleibt, während bei den übrigen Hausthieren die Eierstöcke von förmlichen Eierstocktaschen umhüllt werden. Diese Taschenbildung vollzieht sich bei der Stute mit eigenthümlichen, an der Keimplatte ablaufenden Veränderungen. Nachdem nämlich die Eierstöcke des Pferdes im Verhältniss zum Embryo zu auffallender Grösse herangewachsen sind, halten sie bald schon vor, bald aber erst nach der Geburt nicht nur im Wachsthum inne, sondern nehmen (durch Schwund der Markstränge?) zunächst sogar an Grösse etwas ab. Die Keimplatte contrahirt sich narbenartig und versenkt sich von der Oberfläche ins Innere des Eierstocks, wo sie zunächst weiter wuchert und durch das Binde-

gewebe ihrer Albuginea die Markstränge grossentheils verdrängt. Dadurch wird die anfänglich im Bereiche der Keimplatte convexe Eierstocksoberfläche kahnförmig eingezogen. Durch nachträgliche Schrumpfung der Keimplatte müssen sich Uterus- und Eileiterende des Eierstocks einander immer mehr genähert werden und zugleich die Ansatzstellen des Mesovariums, welche bei der Stute an und für sich schon weiter über die Eierstocksfläche reichen als bei anderen Thieren, den Rand einer grubenförmigen Vertiefung bilden, an welcher allein die aus geplatzten Follikeln stammenden Eier den Eierstock verlassen können. Man hat diese Einziehung deshalb Emissionsgrube genannt. Sie ist beim neugeborenen Stutfohlen (Fig. 170) der Regel nach noch flach oder gar nicht entwickelt, vertieft sich aber bald nach der Geburt in der abgebildeten und geschilderten Weise und bildet bei der erwachsenen Stute eine tiefe narbenartige Einziehung.

Auch die Hoden rücken aus ihrer ursprünglichen Lage neben der

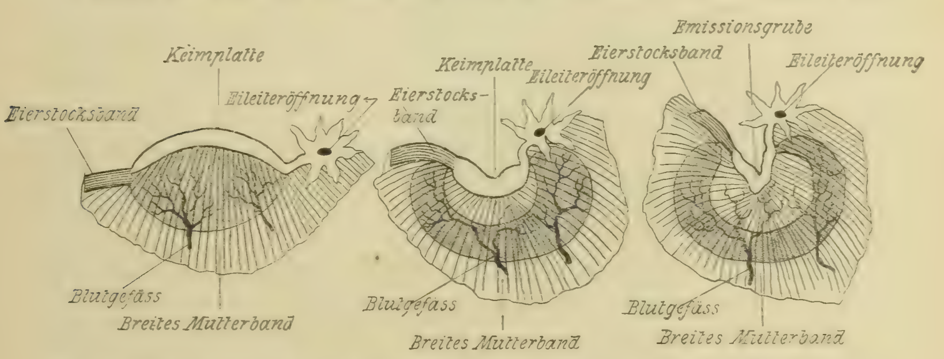


Fig. 170. Drei Schemata zur Darstellung der Bildung der Eierstockstasche und der Emissionsgrube beim Stutfohlen. Nach C. Müller. Etwas verkleinert.

Lendenwirbelsäule herab und nehmen dabei ihre Blutgefässe mit, die somit, da ihre Ursprungs- resp. Mündungsstellen aus der Aorta oder A. renalis und in die Cava posterior oder Vena renalis sich nicht ändern, aus der queren in die longitudinale Verlaufsrichtung übergehen müssen.

Das Leitband des Hodens hat sich zu einem ziemlich derben, auch glatte Muskelfaserzüge enthaltenden Strange entwickelt, der mit seinem kopfwärts gerichteten Ende am Caudalende des Hodens oder des Nebenhodens inserirt, mit seinem schweifwärts gelegenen dagegen durch den Leistencanal zum Grunde des inzwischen entstandenen Hodensacks zieht. Da das Leitband langsamer wächst als die Lendengegend, so wird der an ihm verankerte Hoden schweifwärts verrückt werden und schliesslich, wenn auch die anderen Theile der Bauchwand stark wachsen, in die Nähe des Leistenringes gelangen müssen. Nun hat sich aber in den, nur mit lockerem Gallertgewebe erfüllten, Hodensack hinein eine Ausstülpung der Fascia transversa und des Bauchfells in Gestalt des Scheidenfortsatzes oder Processus vaginalis gebildet, dessen in die Bauchhöhle führende Oeffnung (Fig. 172) als

innerer Leistenring, dessen durch die Bauchwand verlaufender canalartiger Theil Leistencanal heisst; sein blindsackförmig sich erweiterndes Ende liegt im Hodensack.

Der dorsal vom Bauchfell gelegene und unter Verkürzung des Leitbandes schweifwärts verschobene Hoden gelangt nun durch den Leistenring und Leistencanal in den Hodensack. Damit ist seine »Wanderung« vollendet. (Fig. 172 *A.* u. *B.*)

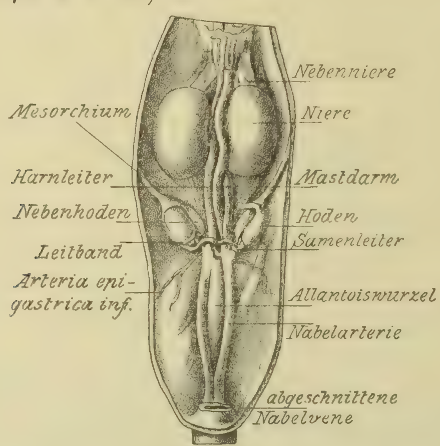


Fig. 171. Descensus des Hodens bei einem 12 *cm* langen männlichen Schafembryo. Natürliche Grösse.

Auch beim weiblichen Thiere legt sich ein rudimentärer Processus vaginalis des Bauchfells an, bleibt aber für gewöhnlich ganz unbedeutend.

Der halsartig eingeschnürte Theil des Processus vaginalis bleibt bei allen männ-

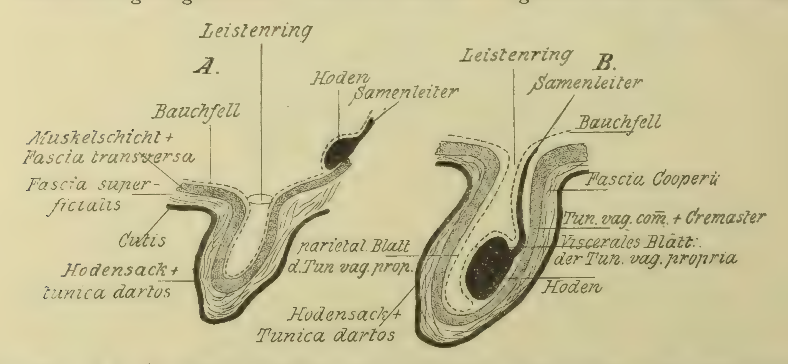


Fig. 172. *A* u. *B*. Zwei Schemata zum Descensus des Hodens und der Bildung seiner Hüllen.
A Nach den beim Embryo in Fig. 171 vorfindlichen Verhältnissen. *B* Definitiver Zustand.

lichen Hausthieren zeitlebens offen und bildet ein begünstigendes Moment für den Austritt von Darmschlingen aus der Bauchhöhle in den Processus vaginalis, für einen Leistenbruch.

Die geschilderten Vorgänge machen uns auch die Hüllen des Hodens verständlich; sie entsprechen den einzelnen Schichten der Bauchwand.

Die Hoden liegen jederseits in einer Ausbuchtung der Bauchhöhle, welche in Gestalt des Processus vaginalis mit Bauchfell ausgekleidet ist. Der extraperitoneal entstandene und somit an der Aussenfläche dieses Divertikels in den Hodensack gewanderte Hoden muss den ihn überkleidenden und mit seiner Oberfläche verwachsenden Theil des Bauchfells convex gegen die Höhle des Processus vaginalis vorwölben. Dadurch kann man an letzterem ein parietales und viscerales Bauchfellblatt unterscheiden, die beide durch eine Art mehr oder weniger deutliches Gekröse in einander übergehen können, zwischen dessen Blättern alles, was zum Hoden geht (Art spsermatica int. Nervi spermatici int.) und vom Hoden kommt (Vas deferens, Plexus pampiniformis Lymphgefässe), gelegen ist. Da die tiefere Schichte des Bauchfelles glatte Muskelfasern enthalten kann (man denke an die breiten Mutterbänder), darf auch hier das Vorkommen von glatten Muskelfaserbündeln in Gestalt des inneren Hebemuskels des Hodens oder Cremaster internus nicht befremden. Die gesammte in parietales und viscerales Blatt zerfallende Bauchfellhülle heisst Tunica vaginalis propria oder eigene Scheidenhaut des Hodens, im Gegensatz zu der mit dem Processus vaginalis des Bauchfells ebenfalls ausgestülpten Muskel- und Fascienlage der Bauchwand, welche nach aussen auf die eigene Hülle des Hodens folgt und als gemeinschaftliche Scheidenhaut des Hodens oder Tunica vaginalis communis heisst. Die auf ihrer Aussenfläche vorhandenen rothen, dem äusseren schiefen Bauchmuskel (Hund) oder dem Querbauchmuskel (Hufthiere, Katze) entstammenden Muskelbündel bilden den äusseren Hebemuskel des Hodens oder Cremaster externus.

Der Hode mit seinen Hüllen liegt dann in lockerem Bindegewebe verpackt in dem aus der Tunica dartos und der Haut bestehenden zweifächerigen Hodensack.

Uebersicht über die Hüllen des Hodens und ihr Verhältniss zu den Schichten der Bauchwand.

Bauchwand	Hüllen des Hodens
1. Bauchhaut	1. Haut des Hodensackes
2. Subcutis	2. Tunica dartos
3. Oberflächliche Bauchfascie	3. Lockeres Bindegewebe (Fascia Cooperi)
4. Muskelwand und Fascia transversa abdominis	4. Gemeinschaftliche Scheidenhaut des Hodens mit äusserem Hebemuskel desselben
5. Bauchfell	5. Eigene Scheidenhaut (parietales und viscerales Blatt)
6. Subseröse Musculatur	6. Cremaster internus oder innerer Hebemuskel des Hodens

Tabelle zur Uebersicht über die homologen Theile des Harngeschlechtsapparates bei beiden Geschlechtern und über deren Herkunft aus der indifferenten Anlage des Harngeschlechtssystems.

	Indifferente Anlage	Weibliches Geschlecht	Männliches Geschlecht
1.	Keimepithel	Eier und Follikelepithel (?)	Ursamenzellen und Samencanälchen (?)
.	Urniere: a) Sexualtheil b) eigentlicher Urnierentheil	 a) Nebeneierstock m. Marksträngen des Eierstocks (Follikelepithel?) b) Paroophoron	 a) Nebenhoden, Hodennetz, gerade Hodencanälchen (Samencanälchen?) b) Paradidymis
3.	Urnierengang	Gartner'sche Gänge	Samenleiter u. Samenbläschen
4.	Niere und Harnleiter	Niere und Harnleiter	Niere und Harnleiter
5.	Müller'scher Gang	Eileiter mit Fransentrichter Gebärmutter und Scheide	Hydatide des Nebenhodens Männlicher Uterus, Sinus prostaticus
6.	Leitband der Urniere	Rundes Mutterband und Eierstocksband	Leitband des Hodens oder Gubernaculum Hunteri
7.	Bauchfellüberzug der Urniere	Mesovarium und breites Mutterband	Mesorchium und Nebenhodenband
8.	Sinus urogenitalis	Scheidenvorhof	Harnröhre (pars prostatica und membranacea)
9.	Geschlechtshöcker	Kitzler	Männliches Glied
10.	Geschlechtsfalten	Bulbi vestibuli	Schwellkörper der Harnröhre und Eichel
11.	Geschlechtswulst	Hodensack	Schamlippen

Die complicirte Entwicklungsgeschichte des Geschlechtsapparates macht es begreiflich, dass vielfach Störungen in der normalen Entwicklung eintreten und dann zu sehr verschiedengradigen Hemmungsbildungen führen können.

So kann beispielsweise durch Kleinbleiben des Sinus urogenitalis mit abnormer Grössenentwicklung des Kitzlers beim weiblichen Thiere scheinbar männlicher Typus entstehen, eine Aehnlichkeit, die durch ein regelwidriges Herabsteigen der Eierstöcke in die Schamlippen, welches das Vorhandensein eines gespaltenen Hodensacks vortäuscht, noch gesteigert wird.

Andererseits können sich die äusseren männlichen Generationsorgane durch Bestehenbleiben des Sinus urogenitalis, also mangelhaften Verschluss des Geschlechtswulstes bei erhaltener Geschlechtsfurche, und Kleinbleiben des männlichen Gliedes dem weiblichen Typus nähern, eine Aehnlichkeit, welche dann noch durch das auch an und für sich bei normaler Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile vorkommende Zurückbleiben eines oder beider Hoden in der Bauchhöhle noch vermehrt wird. Man spricht dann von unterer Penisspalte oder Hypospadie und ein- oder doppelseitigem Cryptorchismus. Gesellen sich zu diesen Missbildungen noch excessive Entwicklung von sonst der Rückbildung verfallenden Organen, also der Urnierengänge

und des Sexualtheils der Urniere beim weiblichen, der Müller'schen Gänge beim männlichen Thiere, so werden dadurch scheinbare Zwitterbildungen entstehen können, welche noch auffallender werden, wenn das betreffende, seinen Keimdrüsen nach männliche Thier (z. B. ein Schaf- oder Ziegenbock) Milch gibt.

Massgebend für das Geschlecht in solchen zweifelhaften Fällen bleibt immer die Beschaffenheit der Keimdrüsen.

Zur ächten Zwitterbildung gehört immer das Vorhandensein von mindestens zwei, nach verschiedenem Geschlechtscharacter entwickelten Keimdrüsen, also das zweifellose Vorkommen von Hoden neben Eierstöcken und umgekehrt. Aber auch die wenigen hierher gehörenden Fälle — die Mehrzahl ist ungenügend untersucht und die Deutung der vielfach mangelhaft conservirten Keimdrüsen, die entweder beide oder deren eine in den meisten Fällen auf einem indifferenten Entwicklungsstadium stehen geblieben sind, ist meist eine ganz willkürliche — können höchstens in morphologischer, nicht aber in physiologischer Hinsicht als Zwitter betrachtet werden. In keinem einzigen Falle ist nämlich bis jetzt ein functionirender Eierstock gleichzeitig mit einem functionirenden Hoden gefunden worden, stets ist vielmehr die eine Keimdrüse, auch wenn sie soweit entwickelt ist, dass ihr Werth mit Sicherheit bestimmt werden kann, rudimentär und functionslos.

Der Entwicklung des Harngeschlechtsapparates ist

d) die Entwicklung der Nebennieren

anzuschliessen, weniger wegen der nachbarschaftlichen Beziehung dieser Organe zum Harngeschlechtsapparat, als wegen der in neuester Zeit enthüllten entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Nebenniere zur Geschlechtsleiste oder zur Urniere.

Während nämlich die Mehrzahl der Autoren die Marksubstanz der Nebennieren von den Ganglienanlagen des Sympathicus ableitet, entsteht die Rindensubstanz nach den Einen aus Bindegewebe (?), nach Anderen dagegen sind ihre Zellen als Abkömmlinge des Cölomepithels aufzufassen.

Dieselben sollen nämlich entweder von dem Keimepithel des cranialsten Theils der Geschlechtsleiste oder von dem cranialsten Ende der Urniere aus entstehen. Es soll ein Theil der aus dem Epithel der Malpighischen Körperchen der Urniere hervorgeprossten Markstränge in die Nebenniere einwachsen und deren Rindenzellen bilden. Später löst sich der Zusammenhang zwischen Urniere und Nebenniere und letztere kann eine Zeit lang die Niere bedeutend an Grösse übertreffen, bleibt dann aber parallel dem Alter des Thieres mehr und mehr im Wachsthum hinter der Niere zurück.

III. Hauptstück: Die Eihüllen.

Veränderungen des Uterus während Brunst und Trächtigkeit.

Die sonst mässig blutreiche, nur von einem dünnen Schleimbelage bedeckte Uterinschleinhaut wird während der Brunst sehr blutreich, geschwellt, und es kommt zu einer erhöhtem vielfach spezifisch riechenden Schleimabsonderung, die sich bis zum Ausfluss aus den ebenfalls stark geschwellten äusseren Geschlechtstheilen steigern kann. Dabei finden stets grössere oder kleinere Blutungen, entweder nur in das Schleimhautgewebe (kleinere Wiederkäuer, Pferd, Schwein) oder auf die Schleimhautoberfläche und in die Uterushöhle statt (Kuh, Hündin, seltener Stute).

Ich habe gezeigt, dass die bei Schafen kurze Zeit nach der Brunst oder in den ersten Wochen der Trächtigkeit, mitunter sehr auffallenden und ausgebreiteten melanotischen Färbungen der Uterusschleimhaut durch Wanderzellen veranlasst werden, welche die gelegentlich der Brunstblutungen in der Schleimhaut sich bildenden Farbstoffschollen aufnehmen, in Melanin umwandeln und an die Schleimhautoberfläche transportiren, wo sie selbst zerfallen und das Pigment gelöst und resorbirt wird.

Diese Blutüberfüllung erhält sich nach einer fruchtbaren Begattung während der ganzen Tragezeit und liefert das Material zur Ernährung und Athmung der Eier.

Bei den trächtigen Fleischfressern kommt es zu fortgesetzten grösseren oder kleineren Blutungen in die Uterushöhle; das zwischen Ei und Uterusschleimhaut ergossene Blut dient zur Ernährung des Eies.

Das Epithel der lebhaft gerötheten oder braunrothen (Stute) stark durchsafteten Schleimhaut stösst seine Flimmerhaare ab; die sehr unpassenderweise als »Uterindrüsen« bezeichneten schlauchförmigen Ausbuchtungen, welche nur als Oberflächenvergrösserung der absondernden Schleimhaut zu deuten sind, verlängern und schlängeln sich; ihre Mündungen erweitern sich beträchtlich und auf der ganzen Schleimhautoberfläche kommt es zur Absonderung einer zur Ernährung des Eies dienenden eiweisshaltigen Flüssigkeit, die entweder ohne zellige Bestandtheile oder als eine an fettig zerfallenden Leucocyten und stäbchenförmigen Eiweisscrystalloiden reiche Emulsion (Wiederkäuer, speciell Schaf) in morphologischer und chemischer Hinsicht unreifer Milch- oder dem Colostrum sehr nahe steht und Uterinmilch genannt wird.

Ueber dieselbe wird bei den Eihäuten eingehender gehandelt werden.

Ueber die Art der Absonderung und die Zusammensetzung dieser Ernährungsflüssigkeit bei den übrigen Säugern liegen Untersuchungen vor, die wahrscheinlich machen, dass auch vielfach das Epithel der Uterusschläuche (Uterindrüsen) sich an der Bildung der Einahrung betheiligen kann. Namentlich beim Schweine, weniger bei der Hündin, der Stute und der Kuh sah auch ich massenhafte

comprimirte (und ihren Inhalt entleerende oder degenerirende) sich stärker färbende stäbchenförmige oder unregelmässig gestaltete Zellen zwischen den gewöhnlichen, etwas gequollenen Epithelien.

Der im Cervicalcanal abgesonderte Schleim vermehrt sich und bildet schliesslich einen, namentlich bei der Kuh, auffallenden ausserordentlich zähen glasartigen, in die Scheide herein hängenden Propf, der bei der Geburt als ein oft meterlanger Schleimstrang ausgepresst wird.

Die Muscularis des Uterus verdickt sich in den ersten Trächtigkeitsmonaten etwas unter Vergrösserung und Neubildung glatter Muskelzellen. In späteren Trächtigkeitsperioden dagegen bleibt ihre Dicke sogar unter der Dicke am nicht trächtigen Uterus zurück.

Bezüglich der Lage der Früchte im Uterus sei bemerkt, dass bei allen Haussäugethieren der Rücken des Embryo in späteren Entwicklungsstadien stets gegen die Convexität des Uterushornes gekehrt ist, und dass alle Föten Geradlagen, bei Uniparen zugleich auch meist Kopfendlagen einnehmen.

Die Lageverhältnisse in der ersten Zeit der Trächtigkeit sind noch ungenügend untersucht. Beim Schafe und Schweine fand ich den Emryonalschild zuerst parallel zur Längsachse des Eies gerichtet. Während seiner ventralen Einrollung liegt dann der Embryo meist quer zur Längsachse des Eies und mit seiner linken Seite der Allantois auf, um sich später nach der Aufrollung wieder parallel zur Längsachse des Eies bald in Kopf-, bald in Beckenlage zu stellen. Bei dem Pferde und den Raubthieren dagegen steht der Schild anfänglich senkrecht auf der langen Eiachse, später stellt sich der Embryo ebenfalls parallel zu ihr.

Bei Thieren mit typischem Uterus bicornis (Pferd, Wiederkäuer) liegt die Frucht entweder in einem Horne, oder im Cavum uteri. Bei Doppelträchtigkeit birgt jedes Horn eine Frucht. Ich fand zwar bei kurze Zeit trächtigen Schafen mehrmals zwei Früchte in einem Horne, doch bleibt fraglich, ob nicht später in solchen Fällen eine Verschiebung eintritt, die in je einem Horne eine Frucht unterbringt. Die Vertheilung mehrerer Früchte multiparer Thiere ist in beiden Uterushälften meist ziemlich gleichmässig. Unregelmässigkeiten können freilich durch das Absterben einer oder der anderen Frucht (namentlich bei Schweinen häufig) veranlasst werden, sich aber auch nachträglich wieder ausgleichen. Von Anfang an können aber auch Unregelmässigkeiten dadurch entstehen, dass eine Uterushälfte taubbleiben kann (Schwein, Raubthiere). Die einzelnen Früchte liegen der Regel nach bei den Multiparen in ziemlich regelmässigen Abständen entweder in den darmähnlich gewundenen und überall ziemlich gleich weiten (Schwein) Uterushörnern, oder sie sind von den stark erweiterten und gegen die zwischen ihnen gelegenen Regionen scharf sich absetzenden blasenartig erweiterten und verdünnten Ei- oder Fruchtkammern umschlossen (Raubthiere, Nager).

Da die Fruchtkammern in späteren Trächtigkeitsperioden an den auf die verschiedenste Weise verbogenen und geknickten Hörnern eine

sehr wechselnde Lage haben, so wechselt damit auch die Lage der Embryonen im Mutterleibe, trotz ihrer Orientirung mit dem Rücken gegen die Convexität des Hornes, sehr beträchtlich.

Der Form nach alteriren im Uterus die Lagen in der Weise, dass auf je eine Kopfendlage eine Beckenendlage oder umgekehrt folgt.

XVI. Kapitel. Von den Ei- und Fruchthüllen im Allgemeinen.

Die sich entwickelnde Frucht ist eingeschlossen von verschiedenen Hüllen. Man hat zu unterscheiden:

1. Accessorische oder mütterliche Hüllen, die dem Ei von aussen, vom mütterlichen Organismus aufgelagert werden und
2. vom Embryo oder dem Eie selbst gebildete Eihäute oder Embryonalhüllen.

Die erste Gruppe kann wieder, je nachdem sie um das Ei schon im Eierstocke ausgeschieden werden, in primäre, oder wenn sie vom Eileiter oder Uterus geliefert werden, in secundäre accessorische Eihüllen geschieden werden.

Von primären accessorischen Hüllen kennt man am Ei unserer Haussäuger nur die von den Epithelien des Eihügels producirte Eikapsel oder Zona pellucida.

Eine von älteren Autoren an dem Eierstocksei beschriebene Dotterhaut, also eine Ausscheidung des Eileibes, gibt es nach meinen Erfahrungen an keinem Eierstocksei eines Haussäugers. Ob sich eine solche in Folge des Eindringens der Samenzelle (siehe Befruchtung) bildet, steht dahin. Eine im Eileiter um das Ei gebildete secundäre accessorische Hülle kennt man als Gallertschichte nur beim Kaninchen, dem Pferde und gewissen Beutelthieren.

Da die Eikapsel bei allen unseren Thieren mit alleiniger Ausnahme des Pferdes sehr bald an dem im Uterus angekommenen Ei schwindet, liegt letzteres als Keimblase zur Zeit der Anlage des Embryonalschildes oder auch schon etwas früher nackt in der Uterushöhle. Die Eikapsel hat somit nur eine vorübergehende Bedeutung als provisorisches Schutzorgan, das die Furchungszellen so lange umhüllt, bis der nöthige Zellkitt sie genügend fest miteinander verbindet.

Je nach dem Verhalten der Uterinschleimhaut dem Ei gegenüber pflegt man die Säugethiere in zwei grosse Gruppen zu trennen:

I. Indeciduaten (niedere Säuger, Hufthiere), deren Ei sich an die hauptsächlich der Fläche nach vergrösserte Uterusschleimhaut entweder mit glatter Oberfläche anlegt oder sich zwar durch Zotten, welche es in vorgebildete oder neugebildete Schleimhautvertiefungen hineintreibt, inniger befestigt, aber bei der Geburt ohne nennenswerthe Verletzung der Uterusschleimhaut und ohne Blutung aus derselben dadurch ausgestossen wird, dass die Zotten einfach aus den Nischen ausgepresst werden.

II. Deciduaten (Raubthiere, Nager, Insectenfresser, Affen, Mensch), bei denen die auch meist in der Dicke stark gewucherte Schleimhaut des Uterus das Ei in mehr oder weniger ausgiebiger Weise umkammert, oder nur an gewissen Stellen, an welchen sie mit dem, complicirtere Haft- und Saugwurzeln in Gestalt gefässhaltiger Zotten ausbildenden, Ei in innigere Verbindung tritt und sich kuchenförmig verdickt.

Diese Schleimhautwucherungen werden bei der Geburt mit dem Eie, begleitet von grösseren oder kleineren Blutergüssen aus der Uterusschleimhaut abgestossen und sind deshalb hinfällige Haut oder Decidua genannt worden.

In der Decidua besitzen also die Eier dieser Thiergruppen eine mehr oder weniger ausgebildete ganze oder partielle accessorische den Indeciduaten fehlende Eihülle.

Indeciduaten und Deciduaten erscheinen übrigens durch mannichfache Uebergangsformen mit einander verbunden.

Die Bildung von Embryonalhüllen oder Eihäuten führt theils zu Schutzeinrichtungen für die Frucht, theils bezweckt sie engere anatomische und physiologische Verbindung des Eies und seiner Anhänge mit der Uterusschleimhaut behufs Athmung und Ernährung des Embryo.

In dieser Richtung sind bei allen Säugern zu unterscheiden:

1. das niemals eigene Blutgefässe besitzende Amnion und das mit der Amnionbildung gleichzeitig entstehende amniogene Chorion.

Ueber die Entstehung beider, sowie über die durch das Keimblasencölom vom amniogenen Chorion abgespaltete Nabelblase ist schon früher auf Seite 39 u. ff. gehandelt worden. Bezüglich der Amniosflüssigkeit bleibt noch zu erwähnen, dass sie am ganz jungen Ei nur in geringen Mengen vorhanden, etwa gegen die Mitte der Trächtigkeit ihr Maximum erreicht, um dann gegen Ende derselben wieder relativ abzunehmen.

Amnion und Amniosflüssigkeit zusammen mit dem amniogenen Chorion bilden eine, den Embryo möglichst vor Insulten bewahrende Schutzvorrichtung. Die Amniosflüssigkeit erleichtert zugleich seine Bewegungen und verhindert Verwachsungen der Körperoberfläche mit der Innenfläche des Amnion. Gegen Ende der Trächtigkeit werden nicht unbedeutende Mengen von Amniosflüssigkeit vom Embryo verschluckt, und die zufälligen Beimengungen desselben (Lanugo, Epidermiszellen etc.) gerathen dann in den Darm und werden zu Bestandtheilen des durch die Galle dunkel gefärbten sogenannten Darmpechs (Meconium). Als nur einigermassen wichtige Nahrung für den Embryo kann die verschluckte Amniosflüssigkeit nicht betrachtet werden. Ebensowenig kann ich eine vielfach angenommene Resorption der Amniosflüssigkeit durch die Haut des Embryo anerkennen. Die Ernährung des letzteren findet, wie gleich gezeigt werden soll, durch ganz andere Einrichtungen statt. Die Amniosflüssigkeit ist ein Transsudat aus den reichlichen

Hautgefässen des Embryo, später stammt sie möglicherweise auch aus den das Amnion umspinnenden Gefässen der Allantois. Durch die in späteren Entwicklungsperioden eintretende Verdickung und Verhornung der Epidermis, sowie durch die Schrumpfung der das Amnion überziehenden Allantoisgefässe erklärt sich die allmähliche Abnahme der Amniosflüssigkeit, in welche gegen Ende der Trächtigkeit auch Harn (daher ihr Harnstoffgehalt!) und Speichel (bei den Wiederkäuern) gelangen können.

Beim Wiederkäuer ist das Amnioswasser von der Mitte der Trächtigkeit ab eine gelbliche, stark schleimige Flüssigkeit von alcalischer Reaction, beim Schweine ist es trüb aber ebensowenig wie beim Raubthiere schleimig; beim Pferde ist es eine gelbliche oder gelbbraune Flüssigkeit von neutraler Reaction.

Als weitere Fruchthüllen sind anzuführen:

2. der Dottersack oder die Nabelblase,

3. der Harnsack oder die Allantois,

4. das durch die Verwachsung der gefässhaltigen Allantois mit dem amniogenen Chorion gebildete Allantois- oder Gefässchorion;

5. der Nabelstrang verbindet den Embryo mit seinen Anhängen.

Zum richtigen Verständniss der unter 2., 3. und 4. angeführten Fruchthüllen muss an die Bedeutung des Dottersackes bei den niedersten eierlegenden Säugern angeknüpft werden. Bei ihnen (Ameisenigel, Schnabelthier) enthält der Dottersack den Nahrungsdotter und sein reichliches Gefässnetz ist mit dessen Aufsaugung betraut. Durch seine oberflächliche, dicht unter der für Luft durchgängigen Eischale befindliche, Lage ist dieses Blutgefässnetz im Stande, durch Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme auch als Athemorgan zu functioniren. Der grosse und gefässreiche Dottersack ist dann sowohl Ernährungs- als Athemorgan des Embryo. Durch den längeren Aufenthalt des Eies im Uterus und den damit allmählich eintretenden Verlust des Nahrungsdotters bei den höheren Säugern ging jedoch der Dottersack dieser wichtigen Functionen mehr und mehr verlustig und wurde zur viel weniger bedeutungsvollen Nabelblase. Ihr Gefässnetz kann zwar noch vorübergehend zur Aufsaugung der von der Uterusschleimhaut abgesonderten eiweisshaltigen Flüssigkeit und zu einer Art primitiven Athmung verwendet werden, aber diese Einrichtung reicht auf die Dauer der Entwicklung nicht mehr aus, da ja jetzt die Quelle zur Ernährung und Athmung des Embryo ausserhalb des Eies in den in der Uterusschleimhaut befindlichen mütterlichen Blutgefässen gegeben ist, zu welchen zunächst das amniogene Chorion schon durch seine oberflächliche Lage in viel nähere Beziehung treten kann als die Nabelblase. Die Art und Weise, wie sich das amniogene Chorion zur Uterusschleimhaut verhält, ist bei den verschiedenen Säugergruppen eine sehr verschiedene.

a) bei den nieder stehenden Cloaken- und Beutelthieren wird das amniogene Chorion durch das Keimblasencölom nur unvollständig von

der grossen Nabelblase abgetrennt. Die Nabelblase übernimmt durch ihre Gefässe noch wie bei den eierlegenden Säugern die Function der Athmung und Ernährung, ja sie kann sogar durch Zottenbildung am vegetativen Pole des Eies (siehe auch Pferdeei) in innigere Beziehung zur Uterusschleimhaut treten, und man nennt dann diese wechselnd grosse rundliche Stelle, an der die gefässhaltige Nabelblase am vegetativen Pole des Eies nicht vom amniogenen Chorion geschieden, sondern durch gefässhaltigen Mesoblast mit dem Keimblasenectoblast in Zusammenhang geblieben ist (Fig. 174), eine Dottersack- oder Nabelblasenplacenta. Neben derselben bleibt das amniogene Chorion in seiner ursprünglichen gefässlosen Beschaffenheit mit glatter zottenloser Oberfläche bestehen bis zur sehr früh eintretenden Geburt. Da das amniogene Chorion den Falten der gefässreichen Uterusschleimhaut anliegt, kann es durch Aufnahme von flüssigem Nährmaterial aus den mütterlichen Blutgefässen und dessen Weiterleitung neben der Nabelblase zu einem Ernährungs- und Respirationsorgan für den Embryo werden. Da solchen Thieren somit ein eigentliches Zottenchorion fehlt, nennt man sie Mammalia achoria. Sie werden sehr früh und unreif geboren, in Hautbeuteln (Beutelthiere) völlig ausgetragen und dabei durch das Secret von Haut- oder Milchdrüsen ernährt.

b) Das amniogene Chorion tritt in innigere Beziehung zur Uterusschleimhaut; es bleibt nicht glatt, sondern treibt gefässlose Falten und Zotten mit bindegewebiger Grundlage und epithelialem Ueberzuge, die sich in neugebildete oder vorgebildete Vertiefungen und Nischen der Uterusschleimhaut einsenken. Dadurch wird die Verbindung von Mutter und Ei eine innigere, während zugleich eine bedeutend grössere resorbirende Oberfläche ausgebildet wird. Je mehr auch die Uterusschleimhaut durch Falten und Grubenbildung sich vergrössert, um so inniger werden sich die Beziehungen zwischen ihr und dem Eie gestalten müssen. Diese Verhältnisse werden noch besonders wichtig durch die ausgiebige Entwicklung der

Allantois, die eigentlich nichts anderes als ein durch eine Ausstülpung des Darmes entstandener, ausserhalb des Embryo gelegener, sehr gefässreicher Harnsack ist (Figg. 29, 73 *B*), welcher durch einen, den Nabelstrang passirenden engen Canal mit dem Scheitel der embryonalen, in der Bauchhöhle gelegenen Harnblase oder der Allantoiswurzel in Communication steht (Fig. 169). Als Darmausstülpung muss der Harnsack eine innere Epithelschichte (ausgestülpten Darmentoblast) und eine gefässhaltige Bindegewebswand (visceralen Mesoblast) besitzen. Letztere scheidet sich bei fortschreitender Entwicklung in die eigentliche Gefässschichte und die zwischen ihr und dem Harnsackepithel gelegene, aus Gallertgewebe bestehende Zwischenschichte. Der Harnsack wächst zwischen Amnion und Nabelblase in das Keimblasencölom vor (Fig. 29), bleibt aber bei den niedersten Säugern (Beutlern) klein und erreicht die Innenfläche des amniogenen Chorion nicht. Bei den höheren Typen dagegen wird er gross, lesgt ich der Innenfläche des

amniogenen Chorions an und verwächst entweder nur an einer umschriebenen Stelle mit demselben oder aber er füllt allmählich das ganze Cölom aus und legt sich dabei sowohl der Aussenfläche des Amnion als der Innenfläche des amniogenen Chorions an, umspinnt das erstere mit Gefässen und führt dem letzteren Gefässe zu, die alsbald in die Zotten des amniogenen Chorions einwachsen. So erhält das Ei einen neuen, durch seinen Reichthum an Blutgefässen vorzüglich functionirenden Respirations- und Resorptionsapparat, das Gefäss- oder Allantoischorion, neben dem die Nabelblase überflüssig wird und sich früher oder später mehr oder weniger ausgiebig zurückbildet.

Nun werden auch die Früchte länger ausgetragen und entwickelter geboren. Thiere, deren Eier ein solches Gefässchorion ausbilden, bezeichnet man als Chorionthiere oder Mammalia choriata.

Die in der Allantois enthaltene Flüssigkeit ist in der Hauptsache embryonaler Harn von ursprünglich klarer bernsteingelber, später aber schmutzig bräunlicher Farbe (Hufthiere). Beim Fleischfresser soll dieselbe schwach sauer, bei den Hufthieren neutral oder alcalisch reagiren.

Das Allantoischorion zeigt sehr wesentliche Schwankungen nach Form, Ausdehnung und Zottenbestand, welche zur Zeit nur eine ziemlich gezwungene Eintheilung zulassen.

1. Die Allantois vascularisirt das ganze amniogene Chorion. Die gesammte Oberfläche des so gebildeten Allantoischorion trägt
   a) nur Falten und einfache (Schwein) oder kleine, sehr dicht stehende verästelte Zottenbüschel (Pferd) und wird in diesem Falle als Placenta diffusa bezeichnet, oder
   b) das Allantoischorion treibt nur an gewissen mehrfachen Stellen besonders ausgebildete Zottenbüschel, die Cotyledonen oder, wegen ihrer rundlichen Form, auch Fruchtkuchen oder Placentae fötales genannt werden und sich in entsprechende rundliche gewucherte Stellen der Uterusschleimhaut, die Carunkeln oder Mutterkuchen, Placentae uterinae oder maternae einsenken (Wiederkäuer). Man bezeichnet die Gesammtheit dieser Placenten auch als Placenta multiplex, im Gegensatz zur Placenta diffusa.

   } Indeciduaten.

2. Die Allantois legt sich nur an einer circumscripten
   a) rundlichen Stelle dem amniogenen Chorion an und vascularisirt einen, nur an dieser Stelle besonders entwickelten, Zottencomplex oder den scheibenförmigen Fruchtkuchen, Placenta discoidea fötalis, mit dem sich eine ebenfalls scheibenförmige, stark in die Dicke gewucherte Schleim-

   } Deciduaten.

hautportion des Uterus als Placenta discoidea uterina auf's Innigste verbindet (Nagethiere, Insektenfresser, Affen, Mensch); oder

b) die Allantois vascularisirt nur eine gürtelförmige, verästelte, zottentragende Zone, während die Eienden glatt und zottenlos bleiben, und bildet so eine Placenta zonaria foetalis, der wieder eine Placenta zonaria uterina entspricht (Fleischfresser).

Deciduaten.

Weder bei Deciduaten noch Indeciduaten kommt es — die Placenta mag gebaut sein, wie sie will — zu Anastomosen der mütterlichen und fötalen Blutgefässe. Beide sind und bleiben selbstständig. Mütterlicher und embryonaler Blutstrom circuliren stets durch das Endothel der Gefässe und die, freilich in späteren Stadien zum Theil sehr abgeflachten, Epithelien der Chorions und der Uterusschleimhaut geschieden aneinander vorbei. Dabei kommt es aber zum Austausch von flüssigen und gasförmigen Stoffen auf dem Wege der Osmose zwischen dem Blute der Mutter und der Frucht.

5. Die Verbindung des Embryo mit seinen Anhängen geschieht durch den Nabelstrang oder Funiculus umbilicalis, der somit enthalten muss:

1. den Nabelblasenstiel, welcher, begleitet von den in frühen Perioden blutreichen Nabelblasengefässen, nichts anderes als der solide Rest des ursprünglich die Nabelblasenhöhle mit der Mitteldarmlichtung verbindenden Nabelblasenganges ist, und
2. den Urachus oder das zwischen den beiden Nabelarterien gelegene röhrenförmige Verbindungsstück zwischen dem Scheitel der embryonalen Harnblase und dem exoembryonalen Harnsack. Der Urachus ist nach Angaben der Autoren bei allen Haussäugethieren mit Ausnahme der Fleischfresser bis zur Zeit der Geburt wohl entwickelt und durchgängig. Die neben ihm verlaufende Nabelvene führt das Blut aus der Allantois, respective der Placenta fötalis in den Embryo zurück (Näheres hierüber siehe unter: Embryonaler Kreislauf).
3. Sämmtliche Gebilde sind nicht nur durch ein reichliches, der Zwischenschichte der Allantois zugehöriges Gallertgewebe oder die Wharton'sche Sulze zusammengehalten, sondern auch noch in bestimmter Ausdehnung vom Amnion umscheidet.

Diese Amniosscheide des Nabelstrangs geht am Nabelring in die Cutis des Embryo am distalen Theile des Nabelstrangs ins Amnion über. Beim Pferde, Schweine und den Raubthieren glatt, trägt sie beim Wiederkäuer kleine käsefarbige, gefässlose Epithelzotten (Fig. 186).

Kein Hausthier besitzt einen relativ so langen Nabelstrang, wie der Mensch. Den relativ längsten Nabelstrang hat das Pferd und Schwein, den kürzesten die Fleischfresser, in der Mitte stehen die Wiederkäuer.

Kapitel XVII: Von den Eihüllen im Besonderen.

A. Indeciduaten.

I. Perissodactylen oder Einhufer.

Pferd.

Tragezeit: Die Stute trägt im Mittel 12 Mondsmonate zu 28 Tagen. Zahl der Jungen: 1, selten 2; in letzterem Falle werden selbe meist nicht ausgetragen.

Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge des Pferde-Eis ist ebenso wenig bekannt, wie über die Zeit, welche das Ei nach seinem Austritte aus dem Ovarium zur Passage durch den Eileiter braucht. Man schätzt letztere gewöhnlich auf 8—10 Tage.

Das im Uterus angekommene Ei bleibt noch verhältnissmässig lange Zeit und bis zu bedeutender Grösse kugelförmig. Eier vom 21. Tage schwanken zwischen 1,3—3,5 *cm* Länge, besitzen ovale Form und liegen

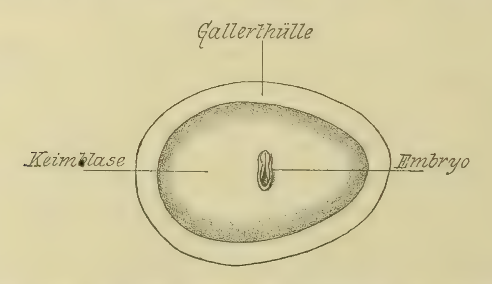


Fig. 173. Pferdeei vom 21. Tage nach der Begattung im optischen Durchschnitt. Nach P. Martin. Natürliche Grösse.

als etwa zur Hälfte mit Flüssigkeit erfüllte Blasen mässig gefaltet im caudalwärts gelegenen Ende der Uterushörner. Sie besitzen eine ca. 4 *mm* dicke, aus mehrfachen geschichteten Lamellen und netzförmig dazwischen angeordneten Fäden (Gerinnseln?) bestehende Gallerthülle, die wahrscheinlich vom Eileiter abgeschieden wird und von welcher die gequollene Eikapsel nicht mehr zu unterscheiden ist. Die Keimblase besteht durchweg aus Ectoblast und Entoblast. Mesoblast reicht noch wenig über die nächste Umgebung des schuhsohlenförmigen, vier Ursegmente besitzenden Embryo hinaus. Letzterer ist quer zur Längsachse des Eies gestellt. Cölombildung hat weder im Bereiche der Keimblase noch innerhalb des Embryo begonnen. Amnionbildung zeigt die allerersten Anfänge. Herz und Gefässe fehlen noch vollständig.

Das Keimblasencölom bildet sich sehr langsam aus und spaltet das amniogene Chorion nur etwa bis zum Aequator des Eies ab. Die grosse, sehr gefässreiche, am 28. Tage nur mehr von einer Arterie und Vene versorgte Nabelblase bleibt zunächst ebenfalls kugelig und in grosser Ausdehnung durch ungespaltenen Mesoblast mit dem Keim-

blasenentoblast verbunden. Diese Stelle functionirt, wie vergleichend embryologische Untersuchungen zeigen, vorübergehend als Placenta, und muss als Nabelblasen- oder Dottersackplacenta bezeichnet

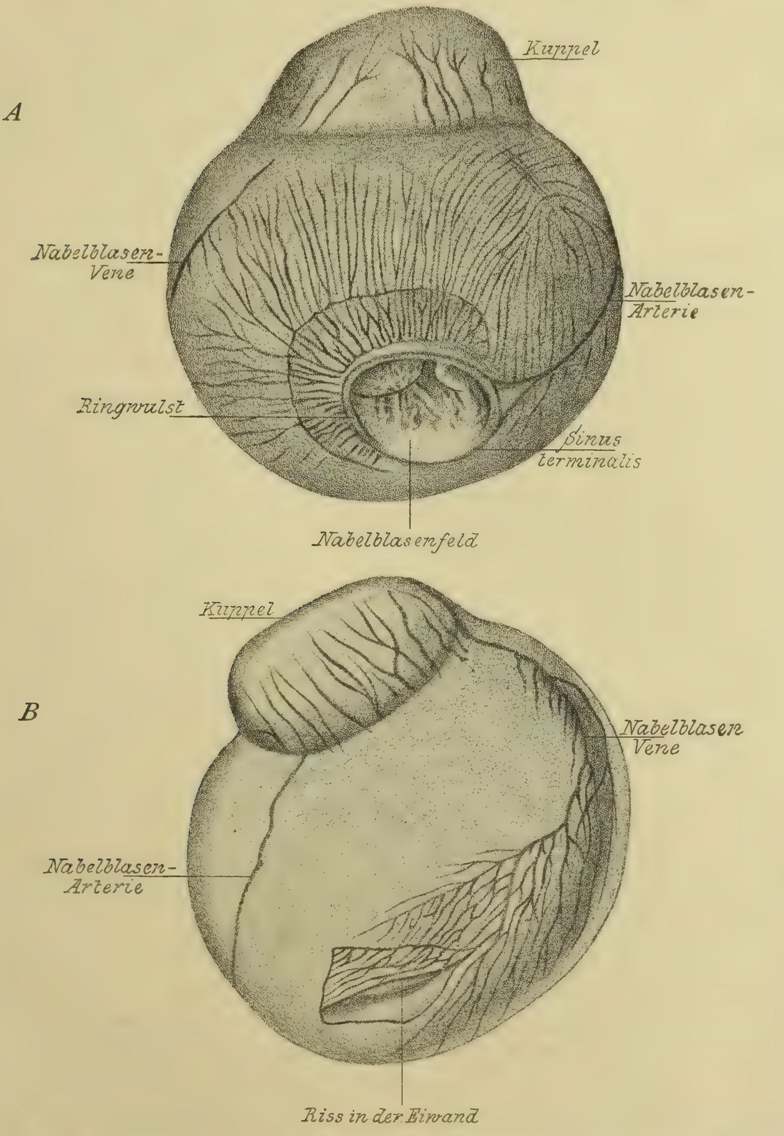


Fig. 174. *A* Pferdeei vom 28. Tage nach der Begattung von 4,2 *cm* längstem Durchmesser; etwas vergrössert. *B* Dasselbe Ei von der anderen Seite.

werden. Unter Rückbildung ihrer Gefässe schrumpft dieselbe bald narbig ein und bildet ein stark verdicktes, aus schwieligem Narbengewebe bestehendes, am vegetativen Pole gelegenes gerunzeltes Feld, welches von

einem ringförmigen Wulste und dem Randsinus umrahmt ist. Ich habe diese durch Rückbildung der Dottersackplacenta entstandene physiologische Narbe Nabelblasenfeld genannt (Fig. 174 *A*).

Die über dem Aequator gelegene Eihälfte entwickelt sich allein weiter, indem die relativ spät, etwa zwischen dem 24. und 26. Tage auftretende, blasenförmige Allantois sich über die rechte Seite des nun vom Amnion umschlossenen und mit seiner linken Seite der Nabelblase aufliegenden Embryo herüberschlägt und pilzhutförmig zwischen amniogenem Chorion und Nabelblase in der Richtung der Pfeile in

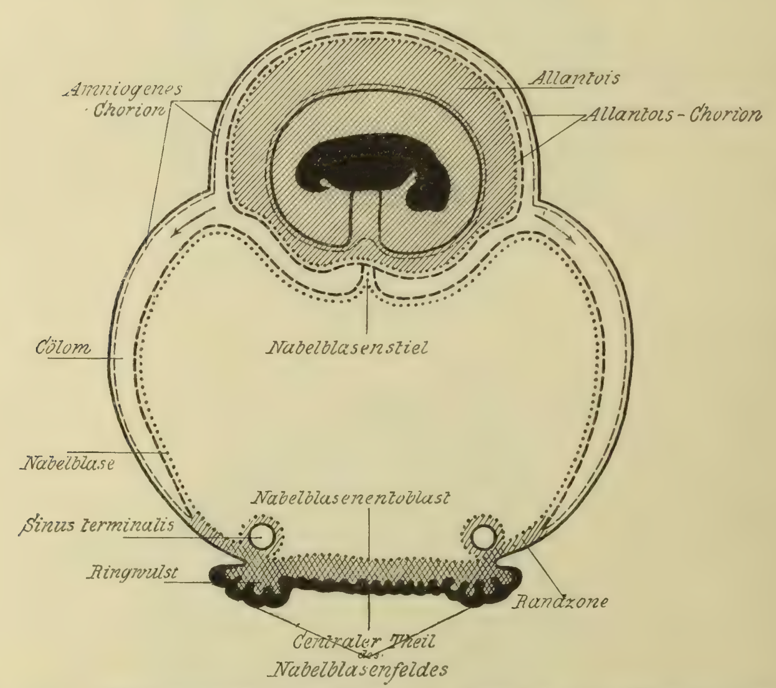


Fig. 175. Halbschematische Darstellung des Verhaltens der Eihäute in dem in Fig. 174 *A* u. *B* abgebildeten Pferdeei vom 28. Tage.
Der Embryo ist schwarz. ——— Ectoblast ..... Entoblast. ------ parietaler Mesoblast. - - - - - visceraler Mesoblast.

Fig. 175 bis zum Rande des Nabelblasenfeldes vorwächst. Sie buchtet dabei, ehe sie mit dem amniogenen Chorion verwachsend das Allantoischorion bildet, ersteres in Gestalt einer Kuppel über dem Embryo empor. Am Nabelblasenfeld reicht das Keimblasencölom nur bis in die Nähe der ringförmigen Endausbreitung der Nabelblasenarterie oder des Sinus terminalis, der noch von einer mehrere Millimeter breiten Zone von ungespaltenem Mesoblast, der Randzone, umrahmt bleibt. Das narbige Nabelblasenfeld ist innen vom Dottersackentoblast, aussen von polsterartig verdicktem Ectoblast überzogen. Zwischen beiden liegt ungespaltener, noch Gefässreste enthaltender, narbig verdickter Mesoblast.

Der Fläche nach hat man am Nabelblasenfeld zu unterscheiden:

1. den innerhalb des Sinus terminalis und des Ringwulstes gelegenen narbigen centralen Theil und
2. die in seiner Peripherie von der Nabelblasenwand und dem amniogenen Chorion gebildete Randzone.

Erst in der 6. und 7. Woche beginnt das Ei aus der Form einer 12—14 *cm* im Durchmesser haltenden schlaffen Hohlkugel sich in einen zweihörnigen Sack umzuwandeln. Der Embryo liegt mit dem Rücken gegen den inneren Muttermund, das Nabelblasenfeld an der concaven Seite des Eis zwischen den beiden Eizipfeln. Das Allantoischorion, welches zuerst nur durch Verwachsung der Allantois an einem rundlichen Bezirke im Bereich der Kuppel sich anlegte, ist nun völlig ausgebildet, aber noch zottenlos, nur mit vielen, kleine rundliche Nischen umgrenzenden Fältchen versehen. Das Ei löst sich auch jetzt noch leicht durch seine eigene Schwere von der Uterusschleimhaut ab. Die Allantois ist nun über das Amnion und die Innenfläche des amniogenen Chorions bis zum Gegenpol heruntergewachsen und schlägt sich peripher von dem Nabelblasenfeld auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um. Mit letzterem ist sie bereits locker verwachsen.

Durch diese Anordnung und durch die fortschreitende Rückbildung der bald birnförmig, später spindelförmig werdenden und in zahlreiche Längsfalten gelegten Nabelblase lassen sich am Nabelstrang des Pferdes zwei Portionen unterscheiden, nämlich eine mit dem Nabelstrang unserer übrigen Typen gleichwerthige Amniosportion und eine peripher davon gelegene, von der Allantois umscheidete, nur die Nabelblase enthaltende Allantoisportion (siehe Fig. 178). In dem lockeren Allantoisüberzug der Nabelblase verlaufen die stark schraubenförmig gewundenen beiden Nabelarterien und Venen. Der Nabelblasenstiel ist nun obliterirt, der Urachus dagegen noch offen. Die jetzt gelbbräunliche birnförmige Nabelblase misst noch 4,2 *cm* in der Länge und 4 *cm* in grösster Breite. Gegen ihre Lichtung springen stark gefässhaltige, coulissenförmige Längsfalten vor. Sie enthält eine eiweissreiche Flüssigkeit und feine nadelförmige Crystalle.

Der centrale Theil des Nabelblasenfeldes verkleinert sich durch Schrumpfung, seine Randzone aber hat an Umfang etwas zugenommen und ist jetzt auch bei Betrachtung von der Aussenfläche her sehr deutlich. Zu beiden kommt dann noch die, zum Theil in Gestalt eines gefalteten Bandes auffallende, intermediäre Zone, eine zwischen dem Nabelblasengrunde und der Umschlagsstelle der Allantois auf das amniogene Chorion nur aus amniogenem Chorion bestehende Zone (Fig. 176 *A* u. *B*).

Die narbige Schrumpfung des gesammten Nabelblasenfeldes und der intermediären Zone unter Obliteration der Gefässe und des Sinus terminalis mit Verstreichen des Ringwulstes nimmt jetzt derart zu, dass schon an Eiern von 5 Monaten von dem ganzen Nabelblasenfelde keine Spur mehr übrig ist und an ihrer Stelle nur eine kleine, von einer rundlichen oder strahligen Schwiele umgebene Einziehung (Fig. 178)

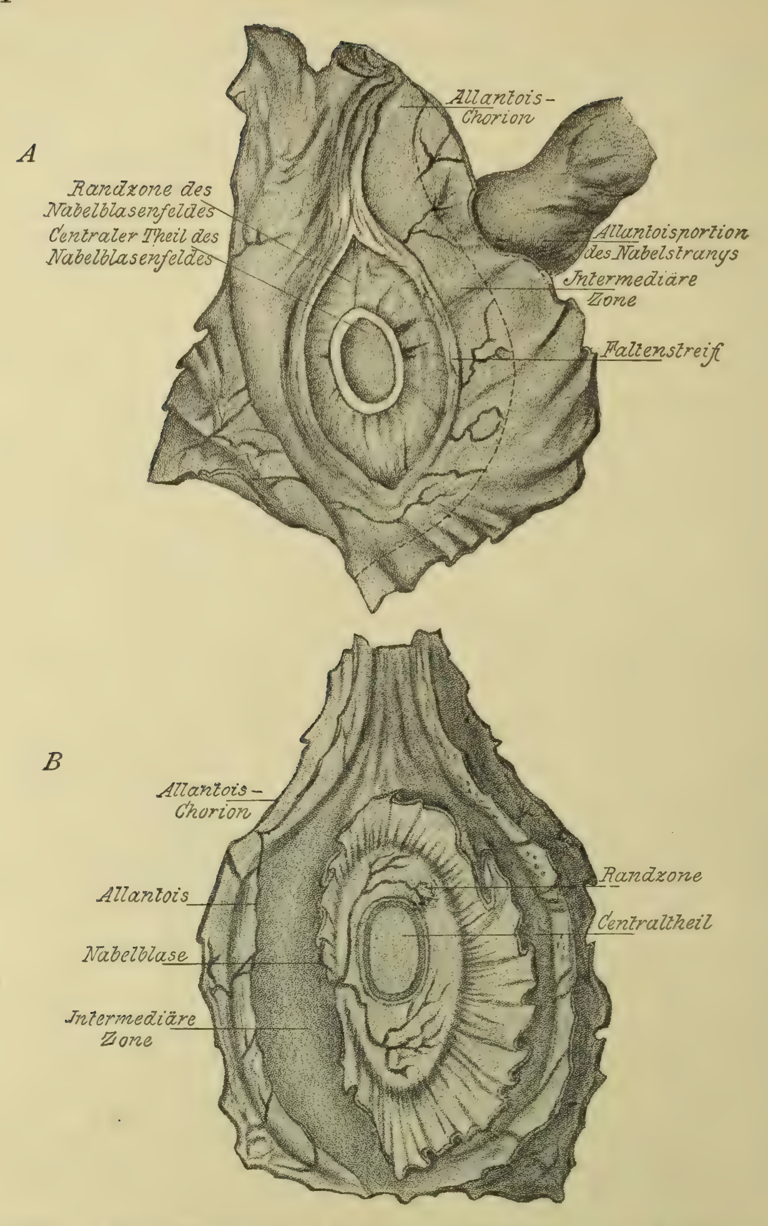


Fig. 176. *A* u. *B*. Gegenpol und Nabelblasenfeld von einem ca. 7 Wochen alten Pferdeei. Etwa um $^1/_4$ vergrössert.

A von aussen. Die von der Allantois umscheidete Portion des Nabelstranges enthält die grosse birnförmige Nabelblase. Die punktirte Linie rechts markirt die Umschlagsstelle der Allantois auf das amniogene Chorion peripher von der intermediären Zone. *B* von der Innenfläche her. Die Allantois schlägt sich peripher von der intermediären Zone auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um und bildet mit demselben das Allantoischorion. Die Nabelblase ist quer durchschnitten. Ihr mit dem Chorion verwachsener Grund bildet das Nabelblasenfeld, an welchem man den »centralen Theil« und die Randzone unterscheiden kann. Zwischen der Nabelblase und der Allantois besteht die gefässfreie, nur aus amniogenen Chorion bestehende intermediäre Zone. (Siehe auch Fig. 178.)

sich findet, die ebenfalls noch weiter schrumpft und an älteren Eiern überhaupt nur durch Zug an der Nabelblase von innen her als kleine, weisse, zottenlose, am concaven Eirande gelegene Einziehung deutlich gemacht werden kann. Mit ihr hängt der etwa 2 *mm* dicke und 3 bis 8 *cm* lange, in einen bindegewebigen Strang umgewandelte Grund der Nabelblase dauernd zusammen. Bei der Geburt ist letztere zu einem fast durchweg soliden, spindelförmigen, narbigen weissen Strang umgewandelt.

Auch sonst findet man noch am Chorion von Eiern dieses Alters und älteren manche narbige Stellen, welche, wir mir scheint, auf durch Faltung bedingte Stockungen in den Gefässen des Allantoischorions zurückzuführen sind.

Die Meinung mancher Autoren, dass die Nabelblase des Pferdes das Chorion »durchwachse«, ist somit nach meinen Untersuchungen eine irrige.

Das Allantoischorion wächst nun zu einem grossen, über 1 *m* langen und 40 und mehr Centimetern weiten, zweihörnigen Sacke von rother bis braunrother, wie es scheint, durch starken Hämaglobingehalt des



Fig. 177. Flächenansicht des Gegenpols eines ca. 5 Monate alten Pferdeeies von der äusseren Fläche des Chorion her gesehen, um den narbigen Rest des Nabelblasenfeldes zu zeigen. Natürliche Grösse.

Epithels bedingter, Farbe aus, welcher die Uterushöhle bis in die Hornspitzen erfüllt und in ihr nur durch ausgiebige Faltenbildung Platz findet.

Erst von der 9.—10. Woche an wachsen von den Kämmen der kleinen Fältchen zarte gefässhaltige Zotten aus, die rasch an Grösse zunehmen, ramificiren und zu ziemlich compacten, sehr dicht stehenden Zottenbüscheln werden, welche sich dann in die während der Trächtigkeit sich weiter ausbildenden komplicirten Nischen der Uterus-Schleimhaut einsenken. Auf den einzelnen, diese »Krypten« trennenden Faltenkämmen münden die Uterusschläuche, welche wie die Schleimhautoberfläche Uterinmilch abscheiden.

Die Allantoisflüssigkeit enthält fast ausnahmslos eine wechselnde Anzahl platter, rundlicher oder ovaler, bräunlicher oder olivengrüner, wechselnd grosser, in maximo 12—15 *cm* langer Körper, die man mitunter, namentlich die kleineren, noch durch wechselnd dicke Stiele mit der Allantoiswand festhängen findet (Fig. 178). Es sind das die vulgär als Fohlenmilz, Fohlengift, Fohlenbrod etc. bekannten, schon von Aristoteles als Hippomanes bezeichneten und im Alterthum als Aphrodisiacum mit Gold aufgewogenen Gebilde. Sie gehen aus Einstülpungen der Allantois oder

des Allantoischorions in Folge von übermässigem Wachsthum hervor, schnüren sich schliesslich ab und liegen dann frei in der Allantoisflüssigkeit. Diese, übrigens auch bei den übrigen Hufthieren mitunter vorkommenden, Abschnürungen bestehen aus structurloser Grundsubstanz und necrobiotischen Zellenmassen, haben geschichteten Bau und sind mitunter von kugeligen Hohlräumen durchsetzt. Sie enthalten viele Crystalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia.

Das Amnion des Pferdes ist weit und wird mit sehr stark geschlängelten Gefässen seitens der Allantois umsponnen. Seine Epithelschichte zeigt vielfache rundliche käsefarbige Epithelwucherungen. Die Amniosscheide des Nabelstranges ist relativ lang, ihre Insertion am Nabelring setzt sich scharf gegen die Haut ab.

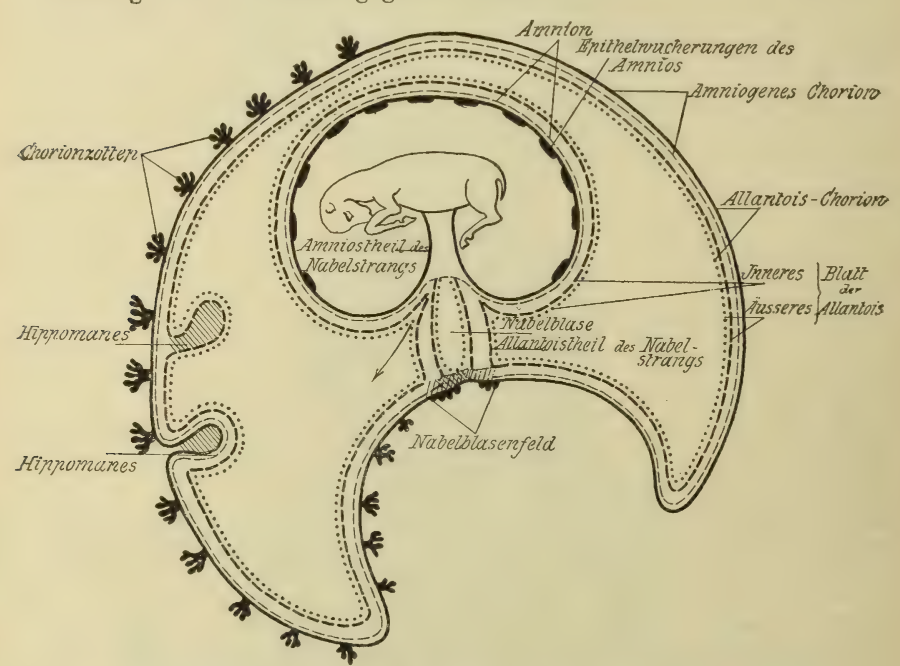


Fig. 178. Schema der Eihäute des Pferdes von einem ca. 5 Monate alten Ei.

Durch den Besitz einer Gallerthülle und deren verhältnissmässig langes Bestehen, durch die lang erhaltene Kugelform, durch die unvollständige Abtrennung der grosssen, dem Dottersack der Meroblastier ähnlichen Nabelblase, durch die späte Entwicklung der Allantois und des Zottenchorions zeigt das Ei des Pferdes sehr primitive, an die niedersten Säugertypen erinnernde Verhältnisse.

Entwickeln sich zwei Eier im Uterus[1]), so stülpt sich, wenn dieselben zu einem

---

1) Die Bezeichnungen »Zwillinge«, »Drillinge« etc. werden meist unrichtig angewandt. Bei multiparen und der Norm nach uniparen Thieren kann man von »Zwillingen« nur dann reden, wenn beide innerhalb eines Chorions gelegene Früchte sich aus einem Ei entwickelt haben, und, wie das ausnahmslos in solchen Fällen giltig ist, auch gleichen Geschlechtes sind. Alle anderen Fälle sind unter den Begriff der Mehrträchtigkeit zu stellen, mögen nun die Eier von beiden Eierstöcken oder nur von einem derselben, aus verschiedenen Follikeln oder, was durchaus nicht selten ist, aus einem Eifollikel stammen.

zweizipfeligen Sacke auszuwachsen beginnen, ein Theil des Chorion des einen in das Chorion des anderen ein. Weder der eingestülpte, noch der einstülpende Theil treibt aber Zotten, beide bleiben vielmehr glatt und lange Zeit, vielleicht bis zur Geburt, leicht von einander lösbar. Gefässanastomosen zwischen beiden Chorien bilden sich nicht aus. Jedes Chorion besitzt seinen eigenen Kreislauf.

Das durch die Nabelarterie in das Allantoischorion fliessende Blut muss nicht nur die in den Chorionzotten gelegenen Capillaren, sondern auch ein mit diesen zusammenhängendes, ausserhalb der Zotten gelegenes Capillarnetz durchströmen, von welchem aus es dann in die Wurzeln der Nabelvene gelangt. In der zwischen dem Chorion und der Uterusschleimhaut vorfindlichen dünnen Schichte von Uterinmilch, finde ich zahlreiche Leucocyten.

II. Artiodactylen oder Paarhufer.

1. Wiederkäuer (Rind, Schaf, Ziege).

   Die Zahl der Jungen beträgt beim Rinde und Schafe 1 bis 2, selten mehr, bei der Ziege 2—3, selten mehr.

   Die Tragezeit der Kuh dauert 10 Mondsmonate, die Kuh kälbert in der 41. Woche, Schaf und Ziege tragen 5 Monate, die Ziege meist einige Tage länger.

2. Schwein. Das Schwein trägt 4 Monate und wirft 8 bis 14 Junge, mitunter auch mehr.

Die ersten Entwicklungsstadien des Wiederkäuer- und des Schweineeies zeigen so grosse Uebereinstimmung, dass beide zusammen abgehandelt werden können.

Das abgefurchte Ei des Schafes und Schweines muss etwa am 8. bis 10. Tage nach der Begattung in den Uterus kommen. Ich fand es da beim Schafe und Schweine am 12. bis 13. Tage im Keimblasenstadium und zwar entweder als ein etwa 2 *mm* grosses rundliches nacktes und stark gefaltetes Bläschen oder schon in Schlauchform.

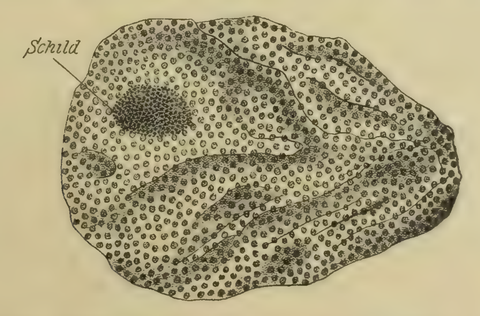


Fig. 179. Keimblase mit Embryonalschild vom Schafe, 13 Tage nach der Begattung. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

In dieser Zeit wächst nämlich dasselbe mit rapider Schnelligkeit von zwei Polen des Aequators aus zu einem langen spindelförmigen, aus Ectoblast und Entoblast be-

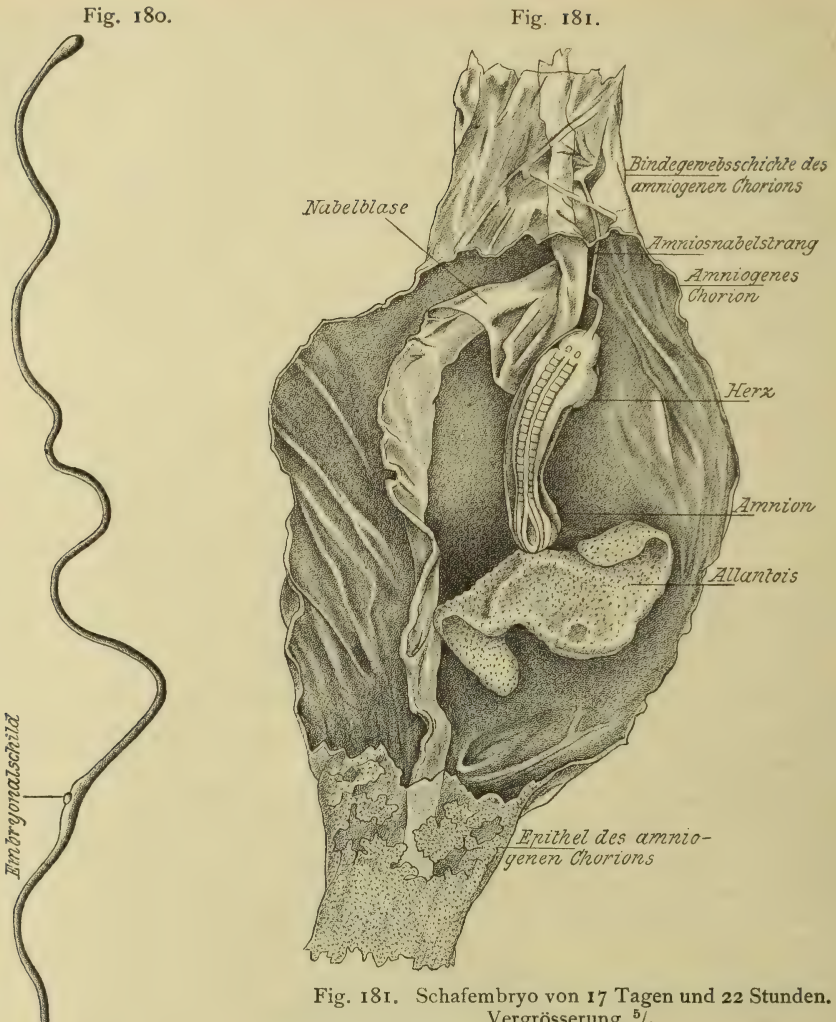


Fig. 181. Schafembryo von 17 Tagen und 22 Stunden. Vergrösserung $^5/_1$.

Das amniogene Chorion ist eröffnet, seine ectoblastische Epithelschichte ist in der vor dem Embryo gelegenen Region abgefallen und die aus parietalem Mesoblast bestehende Bindegewebsschichte desselben liegt frei. Das den Embryo umhüllende Amnion hängt durch einen langen Amniosnabelstrang noch mit dem amniogenen Chorion zusammen. Die halbmondförmige Allantois ist quer zur Längsachse des Eies, die spindelförmige Nabelblase dagegen ist parallel zu derselben gestellt.

Fig. 180. 12 Tage und $2^1/_4$ Stunden altes Ei vom Schafe. Natürliche Grösse.

stehenden, 2 bis 5 *mm* weiten Hohlschlauch aus, der beim Schafe 50—60 *cm*, beim Schweinsembryo von 17 Tagen sogar bis zu 1 *m* 40 *cm* und darüber lang ist.

Nach meinen Berechnungen wächst das Schafei mehr als 1 *cm* in der Stunde, das Schweineei noch viel mehr, und man müsste es mit blossem Auge wachsen sehen können. Da diese beträchtliche Länge die Länge der Uterushöhle weit überschreitet, liegen die Eier der Wiederkäuer in vielfachen quergestellten Fältchen, die Schweineeier dagegen fand ich zickzackförmig geknickt und nach Art einer Ziehharmonika trotz ihrer erstaunlichen Länge auf den kleinen Raum von 10 bis 15 *cm* zusammengeschoben.

Später nimmt die Länge mit zunehmender Blähung des Eies wieder beträchtlich ab und erst gegen das Ende der Trächtigkeit wieder etwas zu, bleibt aber beim Schweine bedeutend hinter dem oben angeführten Längenmaasse früher Stadien zurück.

Während des Auswachsens schnürt sich der Embryonalschild ab, das Amnion schliesst sich sehr früh (beim Schafe zwischen 15. und 16. Tage) und nach völliger Abspaltung des amniogenen Chorions durch das Cölom muss ersteres ebenso wie die Nabelblase entsprechend der Schlauchform des Eies einen sehr langen zweizipfeligen Schlauch bilden. Auf der Nabelblase entwickelt sich bald ein Netz von Blutgefässen, ohne dass es jedoch zur Bildung eines Sinus terminalis kommt. Arterien und Venen stehen vielmehr nur durch Capillarnetze in Verbindung.

Die Nabelblase bildet sich nach kurzem Bestehen zurück und bildet einen etwa am 22. Tage noch bis in die Eienden reichenden feinen Faden, der aber lange vor der Geburt meist vollständig rückgebildet wird.

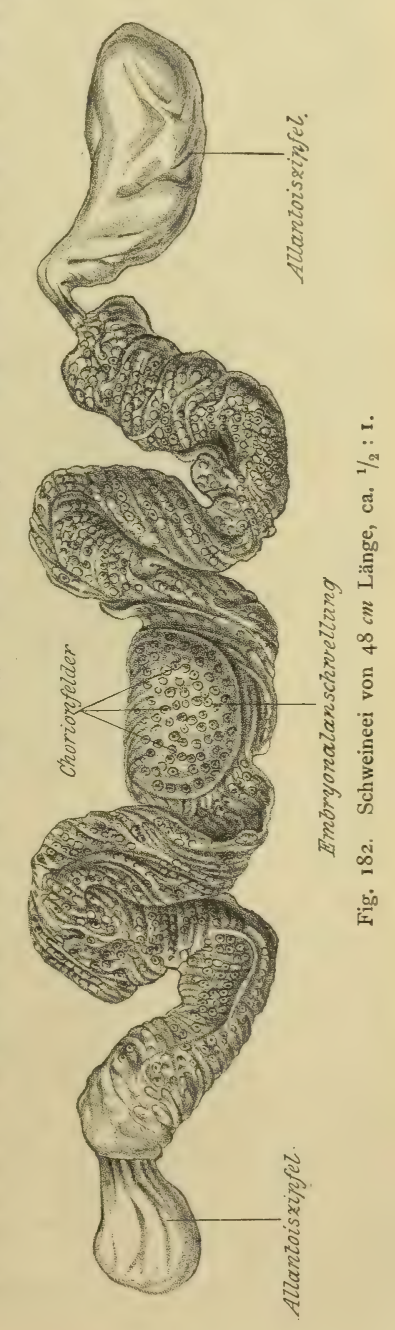


Fig. 182. Schweineei von 48 *cm* Länge, ca. $^1/_2$: 1.

Die Allantois (siehe Fig. 59) ist etwa um den 16. bis 17. Tag als selbstständige wohl abgegliederte mondsichelförmige quer zur Längsachse des Embryo gestellte, sehr bald gefässhaltig werdende Blase deutlich, die rasch mit ihren Enden die Innenfläche des amniogenen Chorions erreicht uud sich dann mit ihrer Längsachse parallel zu demselben stellt.

Sie nimmt die schwindende Nabelblase in einer Längsfurche auf und wächst bis in die Eienden, die sie etwa am 23.—24. Tage (beim Schafe) erreicht, vor.

Die Verwachsung der Allantoisoberfläche mit dem amniogenen Chorion und damit die Bildung des Allantoischorions tritt gewöhnlich am 30. Tag ein (Schaf).

Die Gefässschichte des Allantoischorions wird hierzu durch das

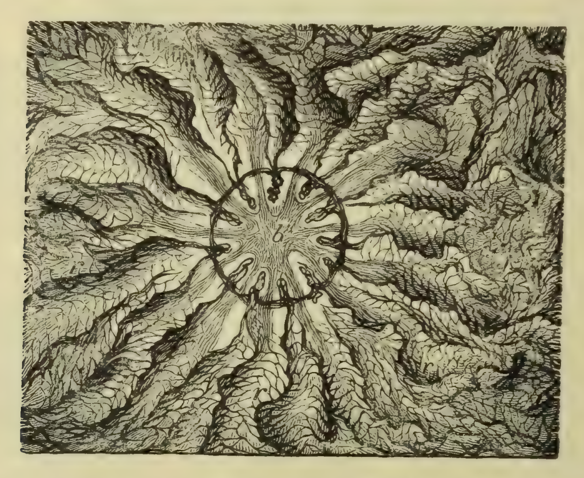


Fig. 183. Eine injicirte Areola des Schweinechorions nach Turner, schwach vergrössert.

Von dem kreisförmigen von einem Gefässring umschlossenen Fleck *b* gehen die leistenförmigen Zotten *r* in radiärer Anordnung aus.

massenhaft sich entwickelnde Gallertgewebe der Bindegewebsschichte der Allantois von deren Epithelblatt abgehoben und gelangt schliesslich auch über den Amniosscheitel, umhüllt das Amnios und schliesst sich endlich in Gestalt eines Allantoisnabels (ähnlich wie das Amnion im Amniosnabel) über dessen Convexität, um auch da mit dem amniogenen Chorion zu verwachsen. Von diesem Zeitpunkte ab müssen wir beide Eitypen gesondert betrachten.

Das rasche Längenwachsthum des Schweine-Eies verringert sich schon etwa vom 20. Tage ab. Mit zunehmender Weite der Eier werden dieselben zunächst nicht nur relativ, sondern auch absolut kürzer. Nach vollendeter Bildung des Allantoischorions soll die Allantois die Eienden durchwachsen und dann die nackt zu Tage tretenden sogenannten Allantoiszipfel (siehe Fig. 182) bilden, an deren durch eine ringförmige

Narbe eingeschnürter Basis die Gefässe des Allantoischorions schlingenförmig umbiegen, während die Gefässe der Allantoiszipfel veröden. Das Allantoischorion faltet sich und seine Zottenbildung bleibt auf sehr primitiver Stufe stehen, insofern sich auf dem den grössten Theil des Eies bildenden Allantoischorion gefässreiche, meist transversal auf die Längsachse des Eies verlaufende Wülste ausbilden, auf denen sich dann kurze, einfache oder getheilte, ebentalls gefässhaltige Zotten entwickeln. Die Allantoiszipfel bleiben zottenlos (Fig. 182).

So kommt es auf dem Allantoischorion zur Bildung von gefässreichen Zottenwülsten, die durch weniger gefässreiche Furchen von einander getrennt, sich in die von reichlichen Gefässen umsponnenen Nischen der Uterusschleimhaut einsenken (Fig. 183). Schon am frischen, noch mehr am injicirten Chorion fallen nach dem 1. Monat zahlreiche hellere, knotig verdickte, unter einer kleinen Einsenkung gelegene gefässlose runde Stelleu von ca. 2—4 *mm* Grösse auf: die Areolae oder Chorionfelder (Fig. 182 u. 183). Sie bestehen aus einer Anhäufung von leucocytenhaltigem Gallertgewebe und sind später von radiär um sie angeordneten Zottenwülsten umgeben, deren Zotten die Areolae schief überdecken. Die Gefässe dieser Zotten anastomosiren am Rande der Areola durch einen zierlichen Ring, aus dem ich die abführenden Venen sich in die erwähnte, die Areola markirende Verdickung einsenken und in der tieferen Schichte des Chorions zu gröberen Stämmchen sich vereinigen sehe.

Nach den Eizipfeln zu, nimmt wohl die Zahl und Höhe der Chorionwülste nicht aber die Zahl der Areolae ab. Die 7—12 *cm* langen Allantoiszipfel bilden mit Flüssigkeit erfüllte Anhängsel des Eies.

Den Areolae entsprechend, finden sich auch in der Uterinschleimhaut, deren gefässreiche Falten zwischen die Chorionwülste eingreifen, gefässarme, glatte, grubenförmige Vertiefungen, auf welchen je eine oder zwei vergrösserte und geschlängelte Uterusschläuche ausmünden. Die zwischen diesen Vertiefungen und dem Chorion gelegene Spalte ist mit eiweisshaltiger Flüssigkeit (Uterinmilch erfüllt). (Fig. 184.)

Mit zunehmendem Wachsthum der Eier in die Weite müssen sich natürlich ihre ursprünglichen Zickzackbildungen ausgleichen. Die Eienden treffen aufeinander und stülpen sich gegenseitig ein. In der Folge kommt es dann nicht nur zu Verwachsungen benachbarter, in einem Horne gelegener Eier untereinander, sondern es können, wie ich das freilich ausnahmsweise, aber in mehreren Fällen sah, sogar alle im ganzen Uterus vorhandenen Eier miteinander verwachsen sein und dann scheinbar in einem einzigen Chorion liegen, ohne dass es jedoch zu Gefässverbindungen zwischen den einzelnen Chorien kommt.

Der zwischen den Zipfeln zweier benachbarter Eier im Uterus befindliche schmutziggrüne Brei besteht aus zerfallenen Zellen, Resten von Blutextravasaten und geronnenem Eiweiss.

Abortive Eier sind beim Schweine durchaus nicht selten. Sie liegen meistens in den Hornspitzen, in welchen man auch häufig missbildete Embryonen finden kann.

In der Allantoishöhle fand ich mehrfach kleine bis etwa erbsengrosse, glatte, braune oder grünliche Körperchen, welche an das Hippomanes des Pferdes erinnern. Doch bleibt es dahingestellt, ob selbe, wie dort, durch Abschnürung entstanden oder als Sedimente oder Coagula aufzufassen sind.

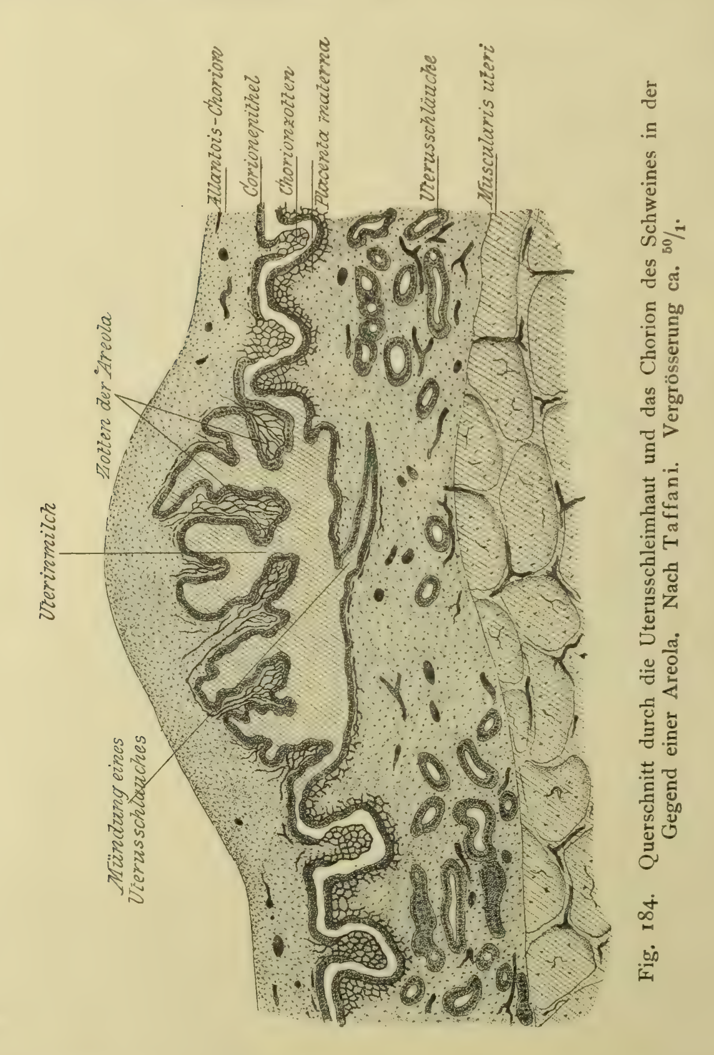


Fig. 184. Querschnitt durch die Uterusschleimhaut und das Chorion des Schweines in der Gegend einer Areola. Nach Taffani. Vergrösserung ca. $^{50}/_{1}$.

Die Areolae und Uteringruben sollen vorzugsweise nutritive, das übrige die Zottenwülste tragende Chorion dagegen respiratorische Leistung haben.

Die Capillaren des Chorions sind anfänglich von hohen, später aber von sehr flachen Zellen überzogen, welche die durch ganz oberflächlich gelegenen Capillarnetze derartig gefurcht erscheinen, dass die Capillaren

nur noch von einer flachen, an das Epithel der Lungenalveolen erinnernden Zellplatte bedeckt wird, während die von einem Protoplasmarest umgebenen Kerne in den Maschennetzen der Capillaren gelegen sind. In der Uterusschleimhaut streben die der A. uterina entstammenden Vasa afferentia direct zum Gipfel der Schleimhautfalten; das Capillarnetz selbst breitet sich längs der die Wände der Furchen bildenden Wülste aus. Am Grunde der Furchen gehen die Capillaren in die Vasa afferentia über. Der Blutstrom fliesst in den Uterinwülsten wie in den Chorionzotten vom Gipfel zur Basis, so dass die arteriellen Anfänge des fötalen Capillarnetzes mit den venösen Enden des mütterlichen Capillarnetzes in Contact stehen müssen. Diese den Blutstrom von Mutter und Frucht betreffenden Verhältnisse finden sich auch in den complicirteren Formen der Placenta und sind von allgemeiner Gültigkeit.

Im fötalen Epithel findet man constant Glycogen (und zwar bei jüngeren Föten reichlicher als bei alten) in den Eienden und dann in den Zellen an der Zottenbasis in der Umgebung der Chorionfelder und in den Wanderzellen des Chorions.

An der Bildung der Uterinmilch des Schweines sind Wanderzellen nur in geringem Grade betheiligt. Die in den Uteringruben befindliche eiweisshaltige Flüssigkeit wird durch Degeneration des hier gelegenen Epithels und theilweise auch des Epithels der Uterusschläuche geliefert. Unter Auflösung des Kernchromatins bilden deren Kerne zusammen mit spärlichen fetthaltigen Leucocyten die geformten Bestandtheile der Uterinmilch. Die so entstandenen Epitheldefecte werden durch Theilung der Nachbarzellen gedeckt.

Bei den Wiederkäuern entstehen um die Zeit des Amnionverschlusses, und zwar zuerst in der Umgebung des Amniosnabels (siehe Fig. 29), auf dem amniogenen Chorion kleine kegelförmige solide Epithelwucherungen, durch deren Auftreten das Ei seine glatte Oberfläche verliert und sich fester mit dem Uterus verbindet. An dessen Schleimhaut sind inzwischen die, auch im nicht trächtigen Uterus schon bemerkbaren, Carunkeln allmählich zu napfförmigen Organen herangewachsen, die von vielen blindsackförmigen Vertiefungen durchsetzt sind, in welche die aus besonders gefässhaltigen Faltengruppen hervorgegangenen Cotyledonen einwachsen. Die zwischen den Carunkeln gelegene Uterusschleimhaut ist glatt und mit schlankem Cylinderepithel bedeckt.

In späteren Stadien der Trächtigkeit werden die Carunkeln beim Rinde zu etwa 5 *cm* dicken und 10 *cm* langen rundlichen oder ovalen gestielten Gebärmutterknöpfen, in welche durch den Stiel zahlreiche Blutgefässe eintreten. Beim Schafe und der Ziege sind die Stiele undeutlich oder fehlen, und die Carunkeln ragen weniger als isolirte Schleimhautbildungen über die Oberfläche vor, sondern werden von der gewulsteten Schleimhaut napfartig umfasst und heissen deshalb Gebärmutternäpfe. Nur an den den Uteruscarunkeln anliegenden

Stellen des Allantoischorions bilden sich Cotyledonen, die somit in gleicher Zahl wie die Carunkeln, also zwischen 80—120, vorhanden sein müssen. Die Eienden tragen keine Cotyledonen. Die Verbindung der Cotyledonen mit den Carunkeln ist bei der Kuh noch eine ziemlich

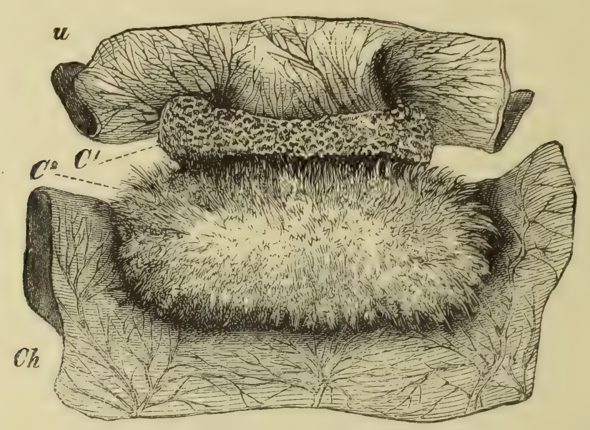


Fig. 185. Kotyledon einer Kuh, fötale und mütterliche Theile halb von einander gelöst. Nach Colin.

u Uterus, *Ch* Chorion, C^1 mütterlicher, C^2 fötaler Theil des Kotyledons.

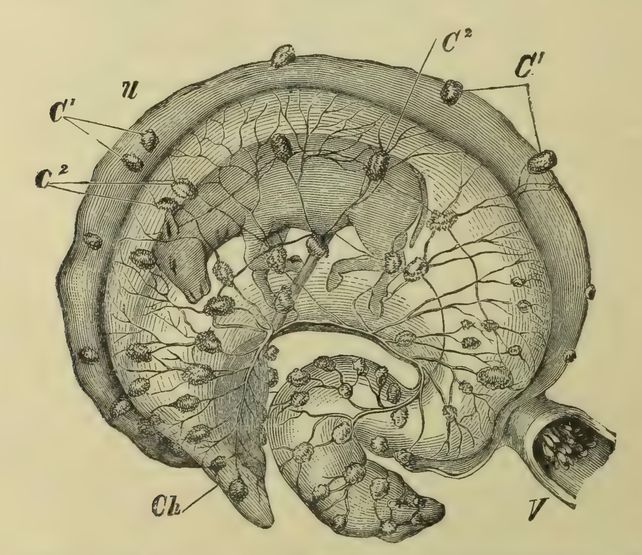


Fig. 186. Uterus einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode geöffnet. Nach Colin. Stark verkleinert.

V Vagina, *U* Uterus, *Ch* Allantoischorion, C^1 Kotyledonen des Uterus, C^2 fötale Kotyledonen.

lockere; inniger ist sie schon beim Schafe, bei dem die Trennung beider weniger leicht gelingt als bei der Kuh. Beim Schafe sollen auch während der Geburt Epithelien der Uteruscarunkeln mit dem

Chorion abgestossen werden, ein Umstand, der gleichzeitig mit dem einige Stunden nach der Geburt bemerkbaren blutigen Ausfluss aus den Geschlechtstheilen des Mutterschafes dafür spricht, dass man es hier mit einer Uebergangsform zu den Deciduaten zu thun hat.

Man sieht bei solchen Lösungsversuchen die Cotyledonen sich aus den Carunkeln herausziehen, wie die Finger aus einem Handschuh. Am Rande der Cotyledonen ist ein Theil der Zotten nicht in die gefässhaltigen Crypten der Carunkeln, sondern in ein grünbraunes, schmutzig pigmentirtes Gewebe ohne mütterliche Blutgefässe eingesenkt. Zwischen den Cotyledonen findet man, namentlich bei der Kuh, noch vereinzelte Zottengruppen, welche an die ursprüngliche allgemeine Vertheilung der Zotten auf dem Chorion erinnern.

So kommt es demnach zur Ausbildung einer für die Wiederkäuer characteristischen, multiplen Placenta.

Die Uterinschläuche münden zwischen den Carunkeln, in sie wachsen Chorionzotten ebensowenig ein, wie beim Pferd und Schwein.

Das Gefässchorion bildet nun einen seiner Länge und Weite nach wechselnd geräumigen zweihörnigen Sack, dessen Enden man in wechselnder Ausdehnung als käsig aussehende Anhängsel abgestorben findet. An der Grenze dieser abgestorbenen Zipfel biegen die Choriongefässe schlingenförmig um. Das Absterben betrifft entweder nur das amniogene Chorion und tritt dann schon ein, noch ehe die Allantoiszipfel die Eienden völlig aus-

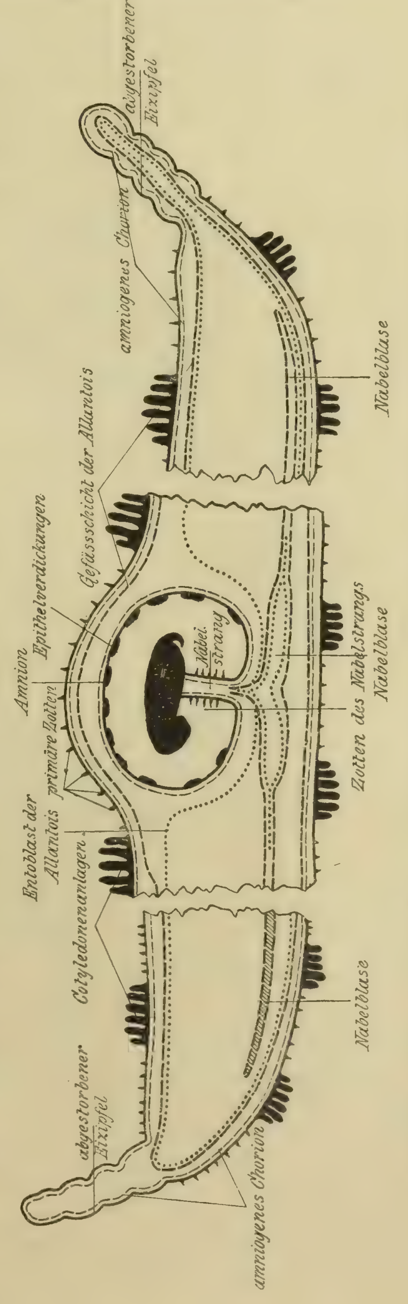
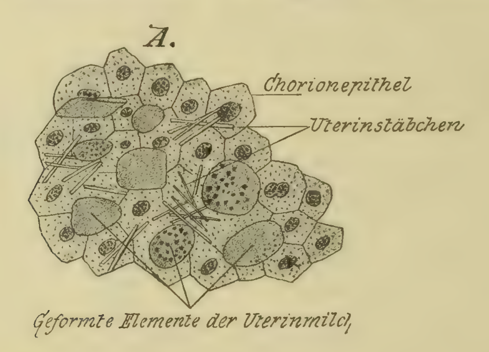


Fig. 187. Schema der Eihäute des Wiederkäuers. Die zwischen Eienden und Mittelstück gelegenen Theile sind ausgeschnitten zu denken.

füllen, oder der Process betrifft sowohl die Enden des amniogenen Chorion als auch die Allantoisenden.

Ein von früheren Autoren angenommenes Durchwachsen der Allantois durch die Eizipfel findet, wie ich nachwies, niemals statt.

Bei Anwesenheit mehrerer Eier stülpen sich zuerst die amniogenen Chorien und bei entsprechender Länge derselben auch die Allantoiden an den Eienden gegenseitig ein, bleiben aber noch einige Zeit leicht von einander trennbar. Erst nach völliger Ausbildung der Allantoischorien kommt es zu einer Verwachsung der Eier, jedoch ohne Gefässanastomosen. Die eingestülpten Choriontheile bleiben glatt.



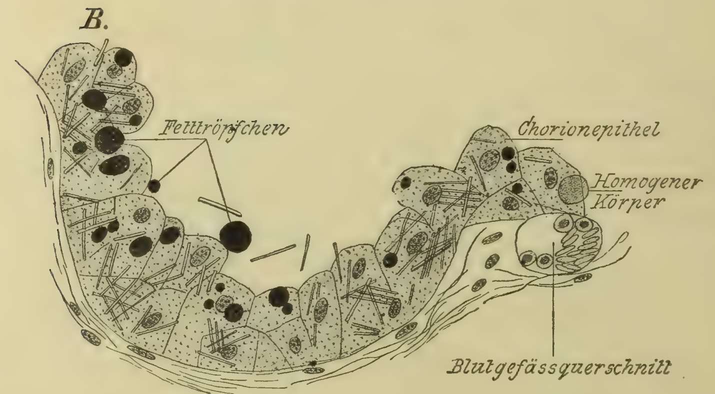


Fig. 187. *A* u. *B*. Geformte Elemente der Uterinmilch beim Schafe.

A Flächenbild des Chorionepithels von einem 18,9 *cm* langen Embryo. Auf dem Epithel und in demselben findet man ausser den Uterinstäbchen eigenthümliche, theils homogene, theils mit Fetttröpfchen und Chromatintröpfchen erfüllte Körper. Vergrösserung $^{300}/_{1}$.

B Senkrechter Schnitt durch das Chorionepithel im Bereiche einer Kotyledonenanlage von einem 30 Tage alten Ei des Schafes. Vergrösserung $^{300}/_{1}$.

Die in reger Vermehrung befindlichen Chorionepithelien sind mit Fetttropfen, Uterinstäbchen und homogenen Körpern erfüllt. Chromosmiumsäurepräparat.

Bei mehrfacher Trächtigkeit kann es zum Absterben einzelner Früchte und ihrer Eihüllen kommen, und man findet dann beide als Anhängsel der normal entwickelten Eier.

Die Blutgefässvertheilung in den Cotyledonen der Wiederkäuer ist im Wesentlichen dieselbe, wie beim Schwein, nur viel complicirter,

etwa wie beim Pferde. Auch beim Schafe findet man im Oberflächenepithel des Chorions Gefässfurchen.

Die Uterinmilch besteht in den ersten Entwicklungsstadien aus einer serösen Flüssigkeit mit massenhaften, fettig degenerirenden Leucocyten. Dieselben sind allenthalben auf der Passage durch das Uterinepithel zu finden, erfüllen die Mündungsstücke der erweiterten Uterinschläuche und infiltriren die ganze Uterinschleimhaut. Ausserdem wird, wie es scheint, anch im Uterusepithel, das sich erhält und nicht, wie man fälschlich annahm, fettig degenerirt, Fett in kleinen Tröpfchen ausgefällt, und findet man sowohl in der Uterinmilch, wie in dem Chorionepithel massenhafte stäbchenförmige Eiweisscrystalloide. Auch vereinzelte, ähnlich wie beim Schweine in Auflösung begriffene Uterusepithelien fehlen nicht, treten aber an Zahl weit gegen die Verhältnisse beim Schweine zurück. Später, etwa vom 2. Monat ab, werden die Leucocyten in der Uterinmilch spärlicher und die Auflösungen einzelner Zellen des Uterusepithels reichlicher. Man findet nun auch grössere, aus Zellverschmelzung hervorgegangene, Chromatintröpfchen enthaltende homogene Eiweissklumpen. Fett, Chromatin und sonstige Bestandtheile der Uterinmilch werden von den Chorionepithelien als Nahrung aufgenommen und sind zum Theil in denselben sehr leicht nachweisbar. Glycogen soll im Chorion der Wiederkäuer fehlen.

B. Deciduaten.

I. Fleischfresser.

1. Katze: Tragezeit ca. 56 Tage; Zahl der Jungen: 1—8.

2. Hund: Tragezeit 58—62 Tage; Zahl der Jungen: 1—8, selten mehr.

Die Eier der Katze und des Hundes brauchen 8—10 Tage nach ihrem Austritt aus den Eierstocksfollikeln zur Passage durch den Ei-

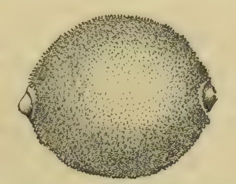


Fig. 188. ca. 3 Wochen altes Katzenei in natürlicher Grösse.

leiter und kommen völlig abgefurcht im Uterus an, wo man sie als freie runde oder ovale Bläschen findet. Bald aber werden sie durch Auswachsen zweier im Bereiche des Eiäquators gelegener Stellen[1]) citronenförmig, und während sich das Amnion relativ spät in Gestalt

1) Gewöhnlich bezeichnen die Autoren fälschlich den später von den Chorionzotten überzogenen Theil des Eies als »Aequator« und die verjüngten glatten Eienden als »Pole«. Im Gegensatze dazu verstehen wir unter Aequator stets den zwischen animalem und vegetativem Pol des Eies gelegenen Theil.

einer linearen Naht schliesst und das Cölom die grosse, eines Sinus terminalis entbehrende Nabelblase vom amniogenen Chorion abspaltet, treibt letzteres in einer gürtelförmigen Zone, welche nur die beiden verjüngten Enden der Citrone glatt lässt, massenhafte Zotten. Dadurch ist die Gürtelform der Placenta fötalis schon sehr früh, etwa Ende der dritten Woche, ausgebildet.

Unter beträchtlicher Grössenzunahme wachsen die Zotten in eine vom Uterusepithel gebildete kernreiche, aber der einzelnen Zellgrenzen entbehrende Plasmamasse, ein sogenanntes Syncytium ein, welches als die erste Spur der Placenta uterina auftritt, und werden von demselben überkleidet. Dies Syncytium hängt mit dem Epithel der Uterusschläuche zusammen und überzieht die Chorionzotten. Letztere bilden seitliche Ausbuchtungen und Sprossen, in welche sich die Zotten ein-

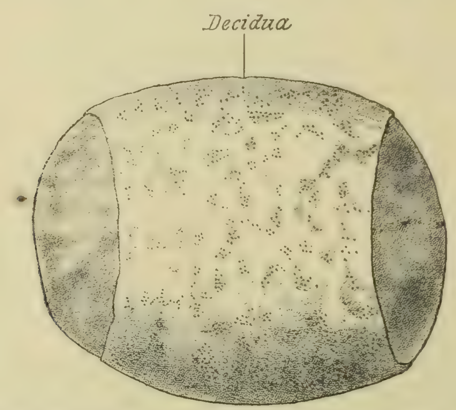


Fig. 190. Aelteres Katzenei in natürlicher Grösse. Ein Theil der Decidua ist beim Auslösen des Eies auf der gürtelförmigen Placenta sitzen geblieben.

senken, und erhalten dadurch eine vielfach gelappte Form. Die von grosskernigen Bindegewebswucherungen umgebenen erweiterten mütterlichen Gefässe sind von den fötalen Blutbahnen durch das Syncytium und das Epithel des amniogenen respective des Gefässchorions getrennt. Durch diese Epithel-, Bindegewebs- und Gefässwucherung unterliegt die Uterusschleimhaut im Gebiete der gürtelförmigen Placenta fötalis einer Umbildung in die Placenta materna, und die Chorionzotten des Eies verbinden sich in der innigsten Weise mit der Uterusschleimhaut. Die von der Allantois vascularisirten blattförmigen Chorionzotten wachsen später bei der Katze bis auf den Grund der gewucherten Uterusschläuche hinein. Bald, nachdem sich das amniogene Chorion an die Uterusschleimhaut angelegt hat, werden die Fruchtkammern äusserlich als Auftreibungen sichtbar. Ihre das Ei bergenden Höhlungen communiciren zunächst noch mit den Lichtungen der tauben Uterustheile zwischen je zwei Kammern. In der Kammer verlieren die Eier

der Katze im Gegensatze zu denen des Hundes rasch ihre Citronenform, indem ihre beiden etwas ausgezogenen glatten Enden ihr Längenwachsthum einstellen und sich unter Zunahme des zwischen ihnen liegenden gürtelförmigen Zottenbezirkes abflachen und so zu convexen Deckeln des jetzt tonnenförmigen Eies umwandeln.

Der Placentarrand der Raubthiereier zeigt eigenthümliche Färbungen in Folge von an dieser Stelle stattfindenden Blutergüssen, die bei der Katze namentlich um die Mitte der Trächtigkeit in ziemlicher Zahl wechselnd grosser, zum Theil vereinzelter Klumpen sich finden, die tief in die gut erhaltenen und verlängerten Schläuche hineinreichen können. Das Blut liegt dem Epithel der Schläuche unmittelbar an und wird vom Syncytium der Placenta uterina und den Chorionzotten aufgenommen.

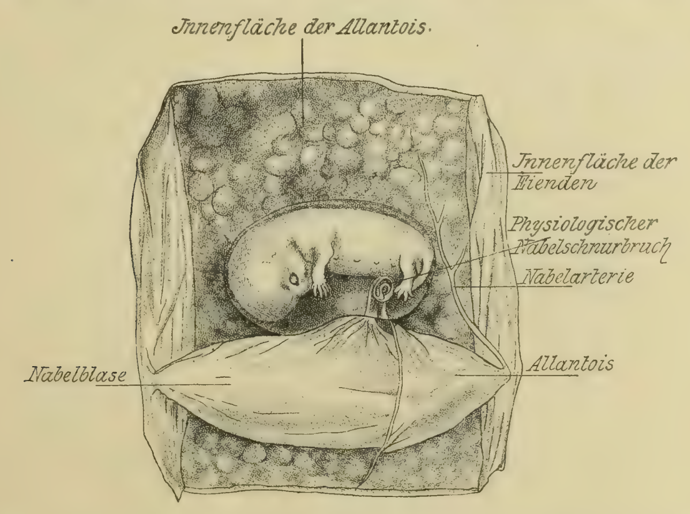


Fig. 191. Das in Fig. 189 abgebildete Ei der Katze der Länge nach eröffnet. Natürliche Grösse.

Die Nabelblase wird durch das bis in die Eienden fortschreitende Cölom nur unvollständig vom amniogenen Chorion abgespalten, und beide bleiben eine Zeit lang miteinander in Gestalt eines vascularisirten als Dottersackplacenta functionirenden »Nabelblasenfeldes« oder Omphalochorions in Zusammenhang. Da das Ei citronen- oder tonnenförmig ist, muss auch die grosse Nabelblase diese Form wiederholen (Fig. 191). Die Allantois legt sich ins Cölom einsprossend dem amniogenen Chorion zuerst in einem scheibenförmigen Bezirk an und vascularisirt dessen Zotten (Fig. 29). Erst allmählich wächst sie ähnlich wie beim Pferde zuerst pilzhutartig, dann in einem gürtelförmigen Gebiete von rechts her über den vom Amnion umschlossenen, auf der grossen Nabelblase liegenden, sehr stark schraubenförmig gewundenen und mit seinem Kopfende in die äussere Nabelblasenfläche sich einstülpenden Embryo herüber und vascularisirt

das ganze zottentragende, gürtelförmige Gebiet des amniogenen Chorions. Die Ränder des Nabelblasenfeldes werden am spätesten von der vorwachsenden Allantois erreicht, und die Allantoisränder schliessen sich dann unter der Nabelblase. Damit wird also nicht nur der vom Amnion umschlossene Embryo, sondern auch die Nabelblase, ähnlich wie beim Pferde, schliesslich von der Allantois umscheidet werden müssen. Da jedoch die Nabelblase der Fleischfresser als grosser parallel der Längsachse des Eies liegender spindelförmiger Sack persistirt, kann man bei ihnen nicht von einem, von den Allantois umscheideten, die geschrumpfte Nabelblase enthaltenden Theil des Nabelstrangs reden, wie das (siehe Fig. 178) beim Pferde üblich ist.

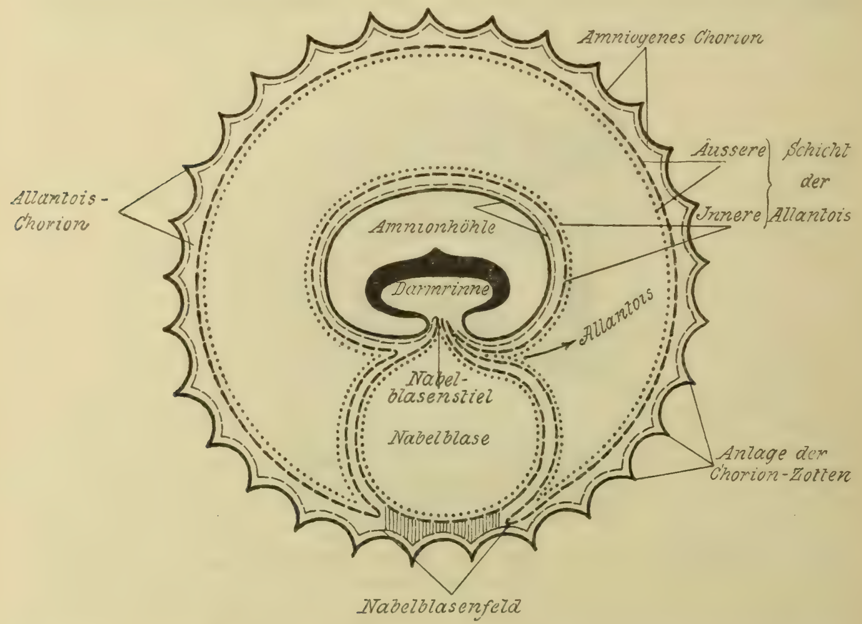


Fig. 192. Schema der Eihäute des Hundes auf dem senkrechten Querschnitt durch die lange Eiachse. Mit einigen Abänderungen. Nach v. Bischoff. Die Decidualhülle ist nicht abgebildet.

Die grosse und blutgefässreiche Nabelblase besteht beim Fleischfresser bis zur Geburt als rother, später aber nicht mehr in die Eienden reichender Sack, dessen Stiel kurz vor der Geburt, wenigstens in seinem distalen Theile, noch grösstentheils durchgängig ist (Fig. 192).

Die nur in glatte rosettenförmige Fältchen gelegten Eienden finde ich gegen Mitte der Trächtigkeit nachträglich ebenfalls seitens der Allantois, aber nur spärlich vascularisirt. Auch sie werden schliesslich von einem im Gegensatze zur Placenta uterina nur dünnen und durch den Mangel von Uterusschläuchen ausgezeichneten Decidualüberzug, der schliesslich die Eikammern gegen die tauben Uterustheile abschliesst,

umhüllt. Man hat diese Decidualüberzüge als Pseudoplacenta oder, da sie sich über die Eienden herumschlägt, als Decidua reflexa bezeichnet.

Die Placentarzone nimmt gegen Ende der Trächtigkeit, während sich die das Kopf- und Schwanzende der heranwachsenden Frucht enthaltenden Eienden wesentlich vergrössern, relativ bedeutend ab und beträgt bei der Geburt nur noch etwa $^1/_5$ der ganzen Eilänge.

Von den im Uterus der brünstigen Hündin vorhandenen zwei Schlauchformen, den eigentlichen Uterusschläuchen und den viel kleineren blindsackförmigen »Crypten«, werden vor und während der Anlagerung des Eies an die Uterusschleimhaut die, meist etwas erweiterten, Crypten an ihrer Mündung verschlossen und in kleine Epithelblasen umgewandelt. Auch die langen Uterinschläuche erweitern sich in ihren Mündungs- und Mittelstücken und winden sich mit ihren blinden Enden stärker, doch bleibt die Mündung des grössten Theils derselben offen. Im Bereiche der verschlossenen Crypten lagert

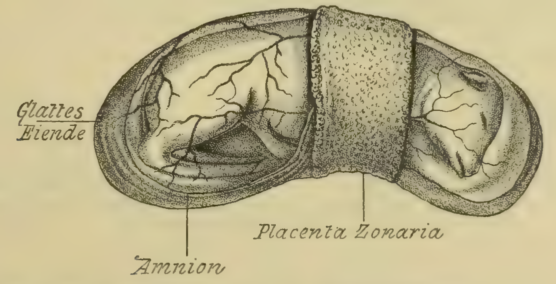


Fig. 193. Hundeei gegen Ende der Trächtigkeit ca. $^1/_3$: 1.
Die Placenta zonaria besteht aus der abgelösten und dem Chorion aufsitzenden Decidua und den Zotten des Allantoischorions.

sich der Ectoblast des Eies flächenhaft dem Uterusepithel an, und die alsbald entstehenden Ectoblastzotten des amniogenen Chorions formen sich zum Theil neue Wege in das Syncytium, zum Theil senken sie sich stempelartig in die vorgebildeten und offen gebliebenen Schlauchmündungen ein.

Am Rande der Placentaranlage bleiben jedoch einzelne kleine Lücken, in die, ebenso wie in die theils geschlossenen, theils offenen Uterusschläuche und in den Ectoblast des amniogenen Chorions am 22.—23. Tage der Trächtigkeit eine Blutung aus der mütterlichen Schleimhaut wie bei der Katze erfolgt. Ein Theil der Blutzellen wird alsbald von den Ectoblastzellen des amniogenen Chorions, welche dem Blutergusse aufliegen, aufgenommen. Zugleich beginnt die Bildung eines grünen körnigen Farbstoffs in dem ergossenen Blute, an dessen Stelle man bei der Katze in mittlerer Tragezeit einen braunen Farbstoff findet, und es kommt zur Bildung eines am Placentarrande gelegenen grünen, resp. braunen Saumes (Fig. 194).

Durch immer neue Blutungen verbreitert sich derselbe in seinem Verhältnisse zur Placenta. Neben dem grünen Farbstoff findet man während der zweiten Hälfte der Trächtigkeit ungeheuere Massen von Hämaglobincrystallen in dem Saume vor.

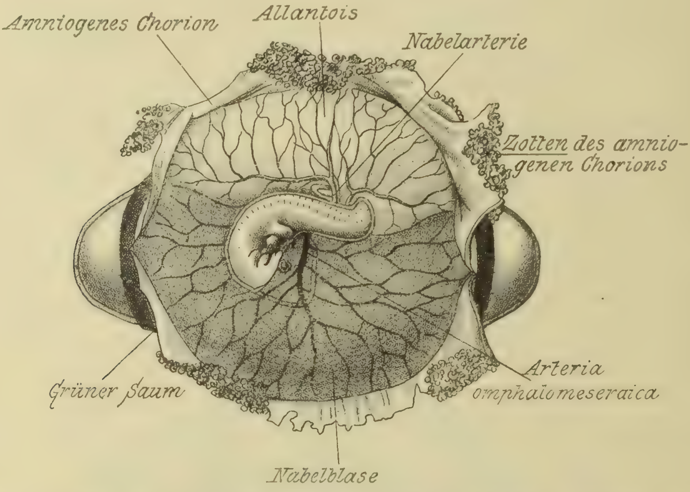


Fig. 194. Hundeei von 25 Tagen nach der letzten Begattung. Nach v. Bischoff. Vergrösserung $^2/_1$.

Das amniogene Chorion ist geöffnet, der stark spiralig gekrümmte Embryo ist mit seinem Kopfe noch in die auf seiner linken Seite liegende Nabelblase eingestülpt. Der grüne Saum ist sehr deutlich.

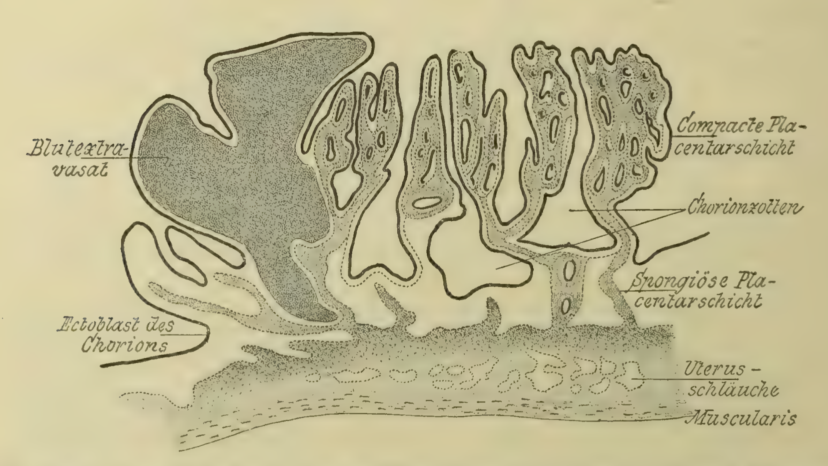


Fig. 195. Querschnitt durch das zwischen Uterus und Chorion gelegene Blutextravasat, welches in den grünen Saum umgewandelt wird. Hundeei von 7—8 Wochen; halbschematisch bei Lupenvergrösserung. Nach Strahl.

Die Chorionzotten sind nicht weiter ausgeführt, sondern nur umrissen.

Die ganze Masse (Blut, grüner Farbstoff, Hämaglobincrystalle) liegt stets zwischen Ectoblast und Uterusschleimhaut und reicht theilweise in

die Uterusschläuche hinein. Die später vascularisirten Chorionzotten sind bis in die späteste Zeit der Trächtigkeit mit dem grünen Farbstoff vollgepfropft. Die jüngeren Extravasate bestehen aus geronnenem Blute, in dem noch verhältnissmässig wohlerhaltene Blutzellen liegen können. Bei der Katze wird in der zweiten Hälfte der Trächtigkeit die ursprünglich am Placentarrande gelegene extravasirte Blutmasse als dünne Lage unregelmässig in dem ganzen Raume, der zwischen Kuppe und der sie bedeckenden Decidua reflexa gelegen ist, vertheilt.

Bei den Raubthieren wird also direct mütterliches Blut als Nahrung für das Ei verwendet, und ist vor allem der Randsaum der gürtelförmigen Placenta mit der Nahrungsaufnahme betraut.

Im Chorionepithel findet man auch Fetttröpfchen und Chromatinkugeln, die der, ähnlich wie bei den Hufthieren durch Auflösung von Chromatin und Epithelzellen des Uterus und seiner Schläuche bereiteten, Uterinmilch entstammen.

II. Nagethiere.

1. Kaninchen. Tragezeit: 4 Wochen; Zahl der Jungen: 4—8 und mehr.

Als Beispiel eines Eies mit scheibenförmiger Placenta mag eine summarische Beschreibung der noch nach vielen Seiten hin strittigen Art der Placentabildung des Kaninchens dienen.

Die Eier passiren in 3—4 Tagen den Eileiter und gelangen noch von der Eikapsel und einer auf deren Aussenfläche seitens der Eileiterschleimhaut abgelagerten Gallertschichte umhüllt in Form kugelrunder Keimblasen in den doppelten Uterus.

Die Bildung des primären Ectoblasts und sein Verhalten zum Furchungszellenrest (Fig. 196), aus welchem dann der definitive Exto- und Entoblast hervorgeht, ist auf S. 28 u. ff. geschildert worden.

Durch das Keimblasencölom wird eine grosse kugelförmige, gefässhaltige, mit deutlichem Sinus terminalis versehene Nabelblase in unvollständiger Weise nur bis zu ihrem Aequator abgespalten, deren untere Hemisphäre, ohne Mesoblast und Gefässe zu enthalten, ein aus Ectoblast und Entoblast bestehendes Nabelblasenfeld (den Rest der Keimblase) bildet, das, ohne narbig zu schrumpfen, später der Auflösung unterliegt. Das amniogene Chorion reicht nur bis zum Aequator (Fig. 197). In die Wand der oberen Nabelblasenhemisphäre stülpt sich das vom Amnion umschlossene Kopfende des Embryo, ähnlich wie bei den Fleischfressern und allen Thieren mit grosser kugelförmiger Nabelblase tief ein. Das Amnion schliesst sich relativ spät in linearer Nath. Die Eikapsel, welche vorübergehend structurlose Zöttchen besitzen soll, löst sich mit ihrem Gallertüberzuge sehr bald auf. Die Allantois bleibt relativ klein und legt sich nur an einer kreisförmigen Stelle dem zottentragenden amniogenen Chorion an, welches sie vascularisirt und damit die scheibenförmige Placenta fötalis bildet. Zwischen Placenta

fötalis und Sinus terminalis besteht demnach wie beim Pferde, aber in grösserer Ausdehnung und bleibend, eine Randzone um das Nabelblasenfeld (Fig. 197). Zwischen Nabelblase, Amnion und Allantois

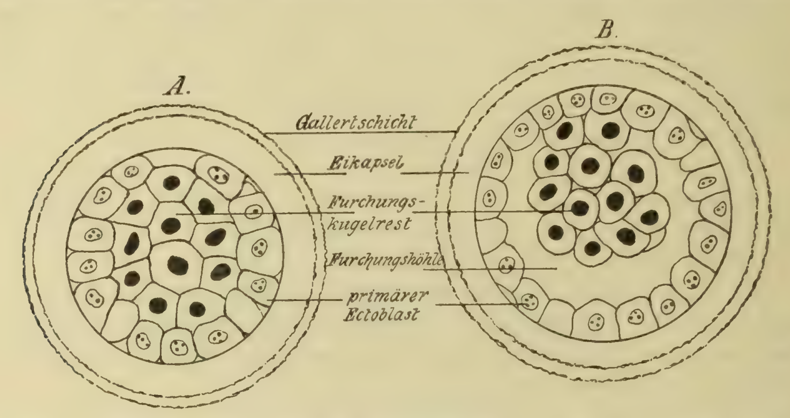


Fig. 196. Optische Querschnitte des Kanincheneies in zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien; nach E. v. Beneden.

A das Ei ist noch ein durch die Furchung entstandener solider Zellhaufen.
B Entwicklung der Keimblase nach Auftreten der Furchungshöhle.

Fig. 197. Schema der Eihäute des Kaninchens.

Zwischen *—* unterhalb der beiden Querschnitte des Sinus terminalis liegt das grosse fast bis zum Eiäquator reichende Nabelblasenfeld oder das Omphalochorion. Ueber dem Querschnitt des Sinus terminalis liegt die nur aus amniogenem Chorion bestehende Randzone.

sammelt sich eiweisshaltige Flüssigkeit an, die zusammen mit dem heranwachsenden Embryo die obere Nabelblasenhemisphäre gegen die untere einbuchtet und damit die Nabelblasenhöhle spaltförmig verengt.

Die untere Nabelblasenhemisphäre ist stets gefässlos und fällt später der Atrophie und Auflösung anheim. Die Blutgefässe der Allantois und die der oberen Nabelblasenhemisphäre sollen nach den Einen miteinander anastomosiren, während Andere diese Anastomosen leugnen

Die Placentarstelle befindet sich an der mesometralen Uterusseite. Noch ehe sich das Amnion schliesst, entsteht um den Embryo herum, auf der Keimblase, eine Ectoblastverdickung, in deren Gebiete noch vor dem Verschlusse des Amnion die Verlöthung des Eies mit dem Uterus eintritt. Der Uterus besitzt nur eine, die gewöhnliche Form von Uterusschläuchen.

Im Bereiche des Ectoblastwulstes ist das Uterusepithel ähnlich, wie bei den Raubthieren, zu einem Syncytium herangewuchert, das sich mit dem Ectoblastwulst so innig verbindet, dass beide Theile nur schwer von einander unterscheidbar sind. Von hier aus breitet sich das Syncytium als deckelförmige Platte aus und schliesst die Mündungen der Uterusschläuche ab. Die Zotten des amniogenen Chorions können somit nirgends direct in die Mündungen der Uterusschläuche einwachsen, sondern müssen das Syncytium vor sich herstülpen. An der mesometralen Seite entsteht durch Bindegewebs- und Gefässwucherung in der Uterusschleimhaut der Placentarwulst, in dessen Umgebung die Schleimhaut ringförmig vertieft erscheint. Er bildet zusammen mit dem Syncytium die Placenta materna und ist durch eine tiefe Furche in zwei wulstartige Theile gesondert. In weiteren Entwicklungsstadien kann man deutlich die uterine und fötale Placenta von einander unterscheiden.

Die embryonalen Gefässe dringen tief in die obenerwähnte Furche ein. Die Uterusschläuche betheiligen sich durch ausgiebige Wucherung an der Placentabildung und werden durch gleichfalls gewuchertes Bindegewebe auseinander gedrängt. In der Umgebung der enorm gewucherten und grosse sinuose Bluträume darstellenden Gefässe, in welche die Chorionzotten eintauchen, findet man mit glycogenen Massen erfüllte sogenannte Deciduazellen, die einen Hauptbestandtheil der Placenta uterina bilden und die Bestandtheile der Uterinmilch liefern sollen. Die sinuösen Bluträume besitzen nach den Einen ein deutliches Endothel, nach Anderen soll dasselbe von den Zotten durchbrochen werden, und letztere frei in die mütterlichen Blutlacunaen hereinragen. (?)

Bei der Geburt wird die scheibenförmige Placenta uterina in beträchtlicher Dicke im Bereiche der Blutgefässe in Fig. 197 gelöst und mit Ei abgestossen.

Kapitel XVIII: Der embryonale Kreislauf.

Eine Schilderung des embryonalen Kreislaufs hat zu unterscheiden:

1. Den Dottersack- oder Nabelblasenkreislauf und
2. den Allantois- oder Placentarkreislauf.

ad 1) Der Nabelblasenkreislauf, über dessen Bedeutung schon auf S. 152 gehandelt wurde, wird in frühen Stadien durch

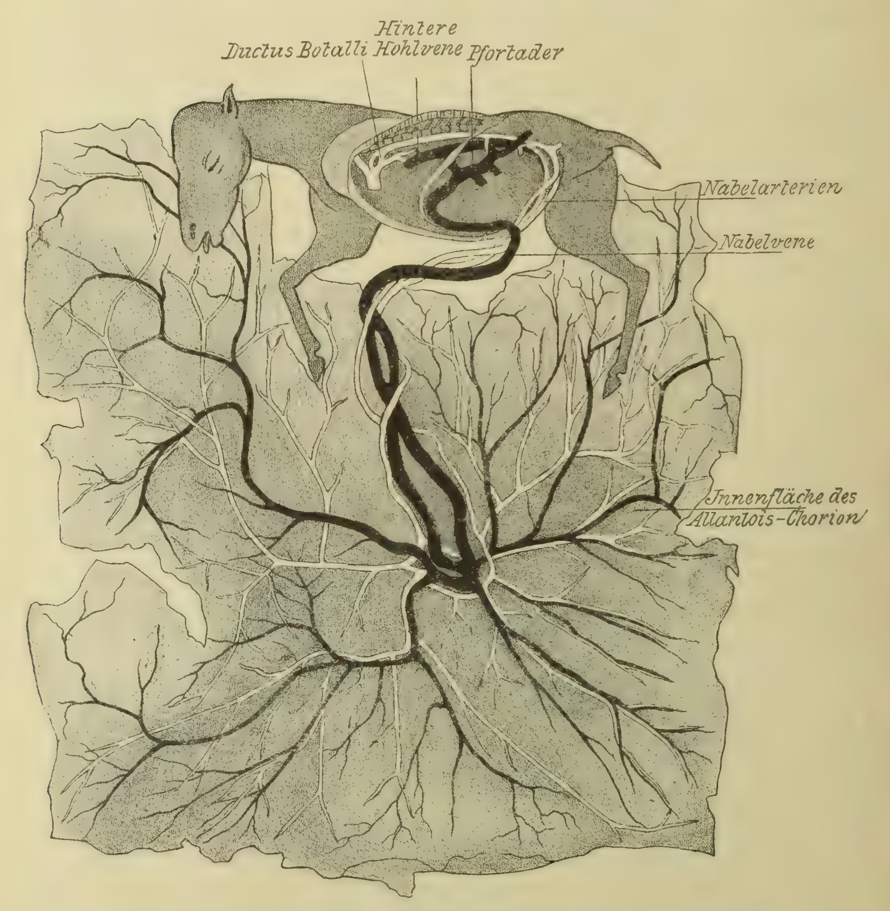


Fig. 198. Placentarkreislauf des Pferdeembryos. Nach Franck. Die reducirte Nabelblase ist nicht berücksichtigt.

mehrere (Fig. 129), dann durch zwei und schliesslich nur durch eine (siehe Fig. 194) die rechte, aus der vorderen Gekrösarterie stammende Nabelblasenarterie mit Blut gespeist. Dieselbe kann entweder einen arteriellen Sinus terminalis bilden (Pferd, Nager), oder direct durch ein Capillarnetz (Wiederkäuer, Schwein, Raubthiere) ihr Blut in die Nabelblasenvene ergiessen, welche in die Pfortader

mündet. Dieser ganze Kreislauf wird bald bedeutungslos. Viel wichtiger ist, wie wir auf S. 237 u. ff. sahen,

ad 2) der Allantois- oder Placentarkreislauf, welcher von zwei starken, aus den Beckenarterien entspringenden Nabelarterien und einer bei den Wiederkäuern und Fleischfressern bis zum Nabelring, beim Pferde bis zum Ende der Amniosscheide doppelten, innerhalb der Bauchhöhle dagegen bei allen Haussäugern einfachen Nabelvene bethätigt wird, und die Athmung und Ernährung des Embryo besorgt. (Fig. 198).

Die beiden Nabelarterien leiten kohlensäurehaltiges, und mit den Zersetzungsproducten des embryonalen Stoffwechsels beladenes Blut aus dem Embryo zur Placenta, wo dasselbe aus dem mütterlichen Blut Sauerstoff und Nährmaterial aufnimmt, Kohlensäure und Zersetzungsproducte dagegen abgiebt. Das Blut kehrt nun »arteriell« durch die Nabelvene zum Embryo zurück. In der Leberpforte mündet die Nabel-

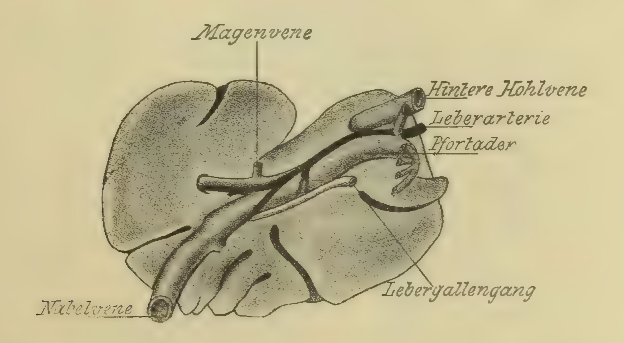


Fig. 199. Leber eines Pferdeembryos mit Gefässen. Nach Franck. Verkleinert.

vene in die Pfortader, welche ihr venöses Blut dem arteriellen Inhalte der Nabelvene beimischt. Beim Pferde und Schweine passirt nun diese gesammte Blutmasse die Leber (Fig. 199) und gelangt durch die Lebervenen in die hintere Hohlvene, in welcher eine weitere Zumischung des venösen Blutes aus der hinteren Körperhälfte eintritt.

Bei den Wiederkäuern und Raubthieren dagegen geht ein grosser Theil des Nabelvenenblutes durch den Ductus venosus Arantii, eine direct von der Nabelvene in die hintere Hohlvene gehende Bahn, sofort in die hintere Hohlvene, und nur ein Theil des Nabelvenenblutes passirt die Leber (Fig. 200).

Bei allen Typen enthält also die hintere Hohlvene, nachdem sie das Zwerchfell passirt hat, in der Brusthöhle gemischtes Blut, welches sie in die rechte Herzvorkammer und direct durch das Foramen ovale in die linke Vorkammer leitet, wo ihm eine geringe Menge venösen Blutes durch die Lungenvenen (der Embryo athmet noch nicht durch die Lunge!) zugeführt wird. Vom linken Vorhofe gelangt dieses ge-

mischte Blut in die linke Kammer und durch die Aorta in den Körper. Dabei erleidet das durch die vordere Aorta circulirende, den Hals, Kopf und die Brustgliedmassen versorgende Blut keine weitere Beimischung von venösem Blute, wohl aber ist dies bei dem die hintere Aorta passirenden Blute der Fall (siehe unten). Das die vordere Aorta durchfliessende Blut wird nach Passage der Capillaren durch die vordere Hohlvene in die rechte Herzvorkammer und unter Betheiligung des Lower'schen Wulstes direct gegen das Ostium venosum dextrum hingeleitet und gelangt grösstentheils in die rechte Kammer und von da in die Lungenarterie. Da jedoch die Lunge noch nicht functionirt, strömt nur eine geringe Blutmenge in dieselbe ein; weitaus der grösste Theil des in die Lungenarterie eintretenden Blutes fliesst durch den Ductus Botalli in die hintere Aorta, deren Inhalt dadurch abermals venöses Blut beigemischt wird (siehe oben). Die hintere Aorta versorgt nun die hintere Körperhälfte, aus welcher die Vena cava posterior das

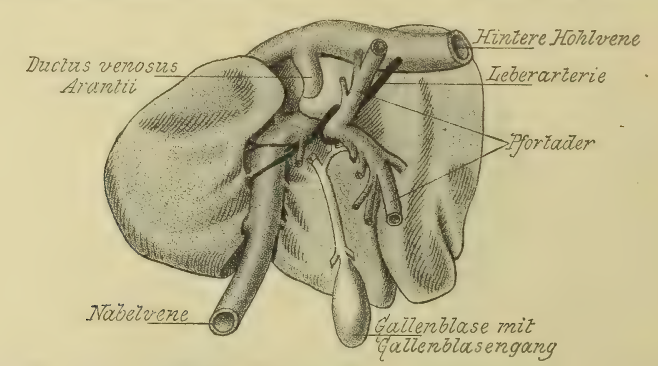


Fig. 200. Leber eines Kalbes mit Gefässen. Nach Franck. Verkleinert.

Blut zum Herzen zurückleitet, während die grossen Nabelarterien einen Theil des Aortenblutes zur Placenta führen, von welcher es durch die Nabelvene zum Embryo zurückkehrt. Der Placentarkreislauf bildet also eine mächtige Seitenschliessung des im Embryo selbst sich abspielenden, gegen diese Seitenbahn, sowohl an Blutmasse als Ausdehnung wesentlich zurücktretenden Kreislaufs. Der Placentarkreislauf wird, abgesehen von dem in der Aorta herrschenden Blutdruck, noch besonders durch die sehr musculöse Media und Intima der Nabelarterien und Nabelvenenäste begünstigt, deren Wirkung geradezu als eine Art in die Fläche aus- gezogenes Placentarherz, als eine neue Kraftquelle für den ausgebreiteten Placentarkreislauf aufgefasst werden darf (Fig. 198).

Es erhellt aus dieser Schilderung, dass der Embryo nur durch gemischtes Blut sich ernährt und athmet. Jede länger dauernde Unterbrechung des embryonalen Kreislaufs (z. B. durch Unterbindung der Nabelvene) führt in kürzester Zeit zum Tode des Embryo durch Erstickung.

Der Blutdruck in der linken Herzvorkammer ist im Embryo geringer als in der rechten, ein Umstand, der die Möglichkeit, dass Blut aus dem rechten Vorhof in den linken durch das foramen ovale

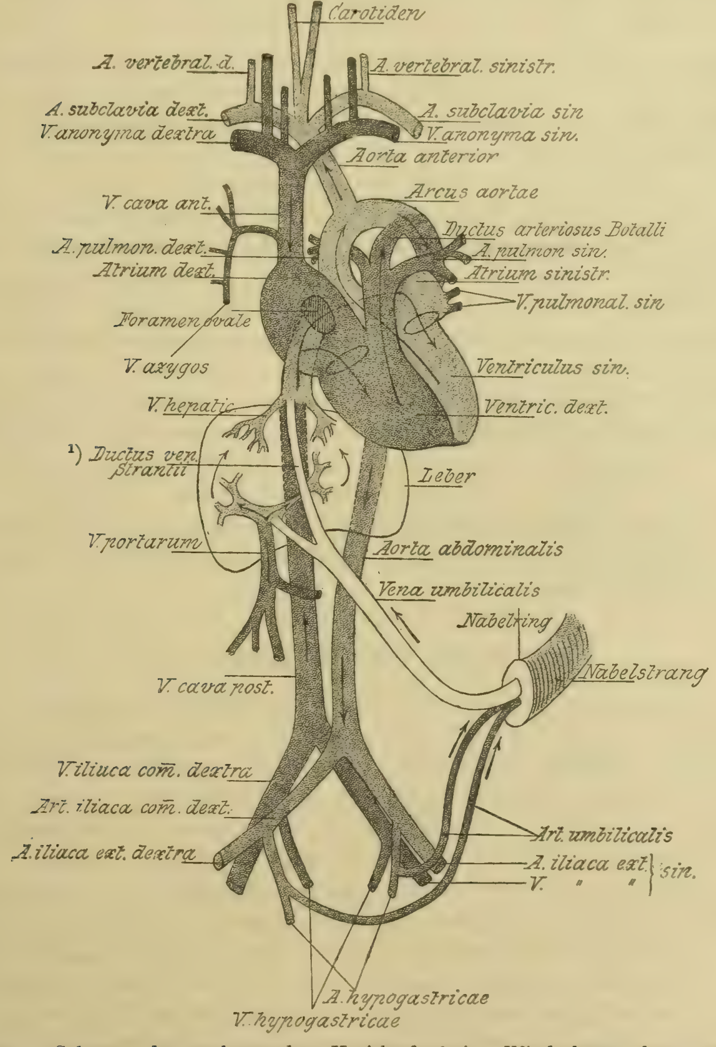


Fig. 201. Schema des embryonalen Kreislaufs beim Wiederkäuer kurz vor der Geburt.

übertritt, überhaupt ermöglicht. Dabei wird die Klappe des ovalen Loches in die linke Vorkammer umgeschlagen.

Mit dem ersten Athemzuge nach der Geburt ändern sich diese Verhältnisse; da durch die nun functionirende Lunge Blut aus der

1) Lies: Ductus ven. »Arantii« statt Ductus ven. »Strantii«.

Lungenarterie angesaugt und in gesteigerter Masse durch die Lungenvenen in die linke Vorkammer eingeleitet wird, muss der Blutdruck in letzterer sich erhöhen. Infolge davon legt sich die Klappe des ovalen Loches an die Vorkammerscheidewand an und verwächst bald mit derselben.

Ist die Klappe defect, so entsteht durch fortgesetzte Mischung von arteriellem Lungenvenenblut mit dem venösen Blute der rechten Vorkammer durch das offenbleibende Foramen ovale Blausucht (Cyanose).

Durch die Function der Lunge wird der Ductus Botalli, durch welchen nun kein Blut mehr in die Aorta fliesst, entlastet. Seine Musculatur degenerirt fettig und wird resorbirt, seine Intima legt sich in Falten, und die ganze Bildung wird zum bindegewebigen, soliden Ligamentum arteriosum. Damit wird aber auch der Blutdruck in der hinteren Aorta sinken müssen, und es fliesst nun auch kein Blut mehr in die nach Zerreissung des Nabelstrangs functionslos gewordenen und sich contrahirenden Nabellarterienstämme, deren bindegewebige Reste als seitliche Blasenbänder restiren. Die ebenfalls nach Zerreissung des Nabelstrangs functionslos gewordene Nabelvene wird zum Ligamentum teres der Leber, während sich der Ductus venosus Arantii in einen Bindegewebsstrang umwandelt. Der Urachus löst sich unter Bildung und Resorption einer Detritusmasse von der Allantois, und die embryonale Harnblase zieht sich gegen die Beckenhöhle zurück.

Kapitel XIX: Die Geburt.

Am Ende der Trächtigkeit treten periodische krampfhafte Contractionen des Uterus, die Wehen, ein und zersprengen die mit Flüssigkeit erfüllten, den Embryo blasenartig umhüllenden Eihäute an der Stelle, wo das Chorion durch den Muttermund nach aussen hervorgepresst wird. Das dabei ausfliessende Fruchtwasser (Allantois- und Amniosflüssigkeit) macht die Geburtswege schlüpfrig, und die Frucht oder bei Multiparen die Früchte — werden allmählich und nacheinander geboren, während die Eihäute und die Placenta im Uterus zurückbleiben und erst nach der Geburt des Jungen durch die sogenannten Nachwehen als Nachgeburt ausgestossen werden. Das Gewicht des Jungen und der bei der Geburt stattfindende Zug am Nabelstrang führt dazu, dass sie im umgestülpten Zustande, die Innenfläche nach aussen gekehrt, ausgepresst wird. Beim Pferde und Wiederkäuer gehen in der Regel sämmtliche Fruchthüllen als Nachgeburt ab, beim Schweine und Fleischfresser, deren Junge häufig im Amnion geboren werden, besteht die Nachgeburt in solchen Fällen nur aus Chorion, resp. Chorion und Placenta.

Die Lösung der Eihäute gestaltet sich bei Indeciduaten und Deciduaten verschieden.

1. Indeciduaten:

a) Beim Schweine, dessen Chorionzotten nur ganz locker mit der Uterusschleimhaut verbunden sind, erfolgt die Lösung der Nachgeburt meist schon während der Geburt und die Ausstossung derselben, wenn die Chorien der einzelnen Eier nicht miteinander verwachsen sind, sofort nach der Geburt der zugehörigen Frucht. Vielfach kann auch eine nachfolgende Frucht eine oder mehrere Nachgeburten vor sich her schieben. Sind die Chorien der in je einem Uterushorne gelegenen Früchte untereinander verwachsen, so erfolgt deren gemeinschaftlicher Abgang erst nach Entleerung aller Früchte des betreffenden Hornes.

b) Bei der Stute tritt die Lösung der Eihäute entweder ebenfalls schon während der Geburt ein, und das Junge kann dann in sämmtlichen Eihäuten geboren werden, oder die Eihäute werden erst gegen Ende der Geburt gelöst und unmittelbar nach der Frucht ausgestossen. In der Regel bringen jedoch erst die Nachgeburtswehen die Eihäute zu völliger Lockerung und treiben sie innerhalb der ersten halben Stunde nach der Geburt, selten später aus.

c) Bei den Wiederkäuern erfolgt die Trennung der Cotyledonen und Carunkeln regelmässig erst einige, bei der Kuh 4 bis 6, Stunden nach der Geburt, und nur in der Umgebung des Muttermundes ist dieselbe schon während der ersten Wehen eine vollständige. Häufig kann die Nachgeburt Tage und Wochen lang im Uterus zurückgehalten und erst durch Fäulniss gelockert werden. Grund hiervon ist einmal die innige Verbindung zwischen der Mutter und dem Ei durch die zahlreichen Placenten und ferner der Umstand, dass die Uteruscontractionen wegen der nicht musculösen Carunkelstiele nicht direct auf die Carunkeln einwirken können.

Bei allen Indeciduaten bleibt das Uterusepithel bei der Geburt im Wesentlichen intact, und letztere erfolgt ohne jede oder doch nur mit unbedeutender Blutung.

2. Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei den Deciduaten, bei denen in Folge der innigen Verwachsung von Ei und Uterusschleimhaut zugleich mit dem Chorion und Fruchtkuchen auch der Mutterkuchen unter gleichzeitigen grösseren oder kleineren Blutungen abgestossen wird. Damit muss die Uterusschleimhaut »wund« werden. Die durch die Placentalösung bedingte Blutung aus den eröffneten mütterlichen Gefässen wird durch die, nach der Geburt eintretende Contraction des Uterus zum Stehen gebracht. Die Nachgeburt wird bei den Fleischfressern und Nagern, entweder unmittelbar nach der Geburt des zugehörigen Jungen oder mehrerer Eihäute zusammen, durch ein nachfolgendes Junges ausgepresst. Werden die Früchte im Amnion geboren, so zerreisst die Mutter dasselbe mit den Zähnen. Schwein und Fleischfresser nabeln ihre Jungen durch Zerkauen der

Nabelschnur ab, während dieselbe bei Pferden und Wiederkäuern weniger fest ist und schon durch das Gewicht des Jungen bei der Geburt abreisst.

Nicht nur die Fleischfresser, sondern auch die Hufthiere verzehren, sich selbst überlassen, die Nachgeburt.

Der nach der Geburt sich einstellende Ausfluss aus den Geburtswegen, der Lochialfluss, ist bei den Indeciduaten kaum merklich oder fehlt ganz. Man findet bei denselben einige Tage nach der Geburt eine kleine Menge einer mitunter röthlichen meist aber an Farbe und geformten Elementen an die Uterinmilch erinnernden eiweisshaltigen Flüssigkeit, die beim Pferde direct resorbirt zu werden scheint, bei den Wiederkäuern in kleinen Quantitäten abtröpfeln kann. Auch die Rückbildung der gewucherten Uterusschleimhaut und ihrer vergrösserten Schläuche vollzieht sich rasch. Die Carunkeln der Wiederkäuer entarten fettig und zeigen eine gelbbraune Farbe; sie verlieren ihre Stiele und bilden mit ihren Scheiteln eine Art gelblicher, scharf begrenzter Narben. Der Uterus verkleinert sich durch fettige Degeneration seiner gewucherten Muscularis fast auf seine gewöhnliche Grösse, behält aber dickere Wandungen als im jungfräulichen Zustand und zeigt vielfach kleine, bleibende Assymetrieen.

Von den Deciduaten zeigen den anfangs blutigen, dann eiterigen und schliesslich schleimigen Lochialfluss am deutlichsten die Fleischfresser; doch ist derselbe ebenfalls ziemlich unbedeutend und meist nach 10 Tagen beendet. Nach der Geburt sind Placenta materna und Decidua reflexa verschwunden, die Uterusschläuche und Blutgefässe sind im Bereiche der, durch Zersetzung des Blutfarbstoffs missfarbigen, Placentarstelle zerstört, und die Uteruswand besteht dann nur noch an ihrer inneren Fläche aus der mit Bindegewebe überzogenen Muscularis. Das Bindegewebe ist stark mit Lymphe infiltrirt und enthält noch theilweise Reste von Uterusschläuchen, welche sich abkapseln und zerfallen. Die epithelfreie Oberfläche derselben scheint sich von den zwischen den Eikammern gelegenen, intact gebliebenen tauben Schleimhautstellen her zu regeneriren und durch Einbuchtung neue Uterusschläuche zu erzeugen. Noch rascher vernarbt die Schleimhautwunde bei den Nagern.

Die Jungen der Deciduaten werden in sehr hilflosem Zustande und blind (mit verklebten Augenlidern), die der Indeciduaten sehend und in kürzester Zeit coordinirter Bewegungen fähig geboren.

Register.

(Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)

Druckfehler.

Seite 26 Zeile 7 von unten lies »polständigem« statt vollständigem.
» 34 » 10 » oben lies »und den vorderen Theil« statt und der vordere Theil.
» 38 » 12 » unten lies »Mesenchymbau« statt Mesenchymban.
» 44 » 3 » » lies »Chorion« statt Charion.
» 63 Fig. 56 lies »die zu dieser Abspaltung führenden Kerntheilungsfiguren«.
» 84 letzte Zeile lies »Das anfangs gleichartige Epithel der Medullarplatte scheidet sich sehr früh
1. in etc.«
» 86 Zeile 10 von oben lies spinnen»förmigen« Gliazellen.
» 91 Fig. 80 lies »Spinalganglion» und »Spinalnerv« statt Spiralganglion und Spiralnerv.
» 92 Zeile 7 von unten lies »Hydrocephalus« statt Hydyocephalus.
» 105 Fig. 87 lies »Chorioidea« statt Charioidea.
» 141 Zeile 18 von oben fehlt hinter »Musculatur« das [1]) zur Fussnote.
» 149 Fig. 127 fehlt der Leitstrich unter Peritonealhöhle, der bis in die spaltenartige Fortsetzung der Pleuropericardialhöhle zu ziehen ist.
» 167 Zeile 15 von unten lies Art »meseraica« statt mesaraica.
» 234 » 4 » oben lies »alterniren« statt alteriren.
» 253 » 8 » » lies Vasa »efferentia« statt afferentia.

Druck von Gebr. Unger in Berlin, Schönebergerstr. 17a.

